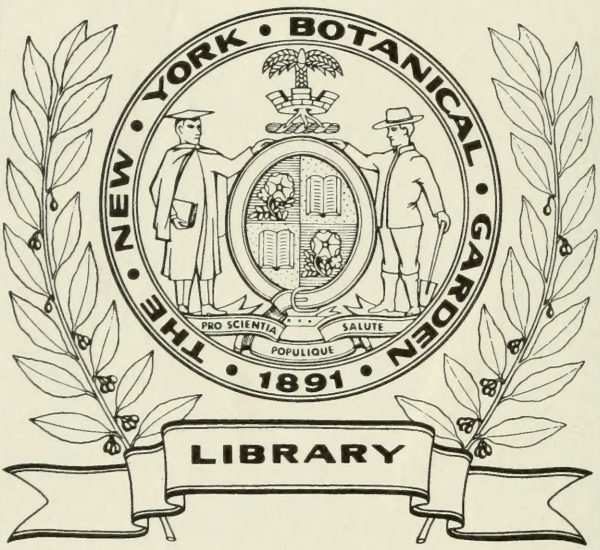
QL19
.S65


THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
1891
LIBRARY

Université de Genève. — Institut de Botanique
Prof. Dr R. Chodat, 7me série. — Xme fascicule.

LE GINKGO BILOBA L.

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

Andreas SPRECHER

de Coire

Assistant à l'Institut botanique de l'Université de Genève

GENÈVE
Imprimerie Atar, S. A., Corraterie, 12

1907

DUPLICATA DE LA BIBLIOTHÈQUE
DU CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE GEN
VENDU EN 1922

LE

GINKGO BILOBA L.

La Faculté des Sciences, sur le préavis de M. le Prof. Chodat, autorise l'impression de la thèse présentée par M. Andreas Sprecher, intitulée : « Le Ginkgo biloba L. », sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont énoncées.

Genève, le 2 décembre 1907.

Le Doyen :

R. Gautier.

Université de Genève. — Institut de Botanique
Prof. Dr R. Chodat, 7me série. — Xme fascicule.

LE GINKGO BILOBA L.

THÈSE

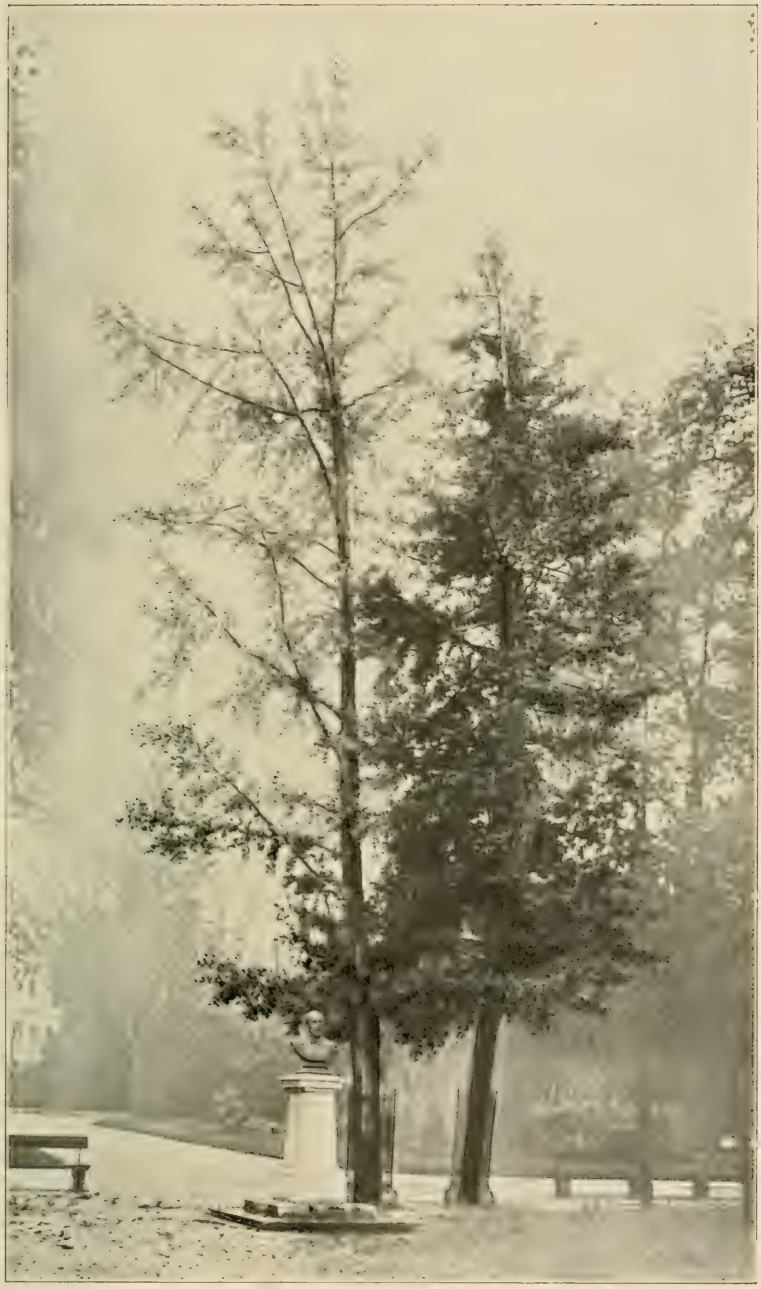
PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

Andreas SPRECHER
de Coire
Assistant à l'Institut botanique de l'Université de Genève

GENÈVE
Imprimerie Atar, S. A., Corraterie, 12
—
1907

QL737
.S65



Ginkgo biloba, de l'ancien jardin botanique à Genève : l'arbre de gauche est mâle, l'arbre de droite est femelle.

INTRODUCTION

Ce travail a été exécuté au laboratoire de botanique de l'Université de Genève. Il a bénéficié des conseils de M. le prof. R. Chodat, et l'auteur tient à le remercier ici pour le bienveillant intérêt par lequel il a encouragé ses recherches. M. C. de Candolle a grandement facilité la compilation des nombreux travaux touchant de près ou de loin le sujet de cette thèse ; sa riche bibliothèque est d'un immense secours pour tous les botanistes. M. le prof. Schrœter de Zurich a bien voulu se dessaisir en faveur de ce travail de précieux exemples d'anomalies envoyés par M. Fujii de Tokio. M. le prof. Fischer, directeur du jardin botanique à Berne, a aimablement fourni une partie des plantules nécessaires à l'étude de la structure primaire. D'autres plantules proviennent des pépinières de MM. Barbier & Cie à Orléans (France), qui les ont expédiées à titre gracieux, ainsi que des semences. Ces aimables collaborateurs ont droit aux plus sincères remercîments.

L'auteur a examiné le Ginkgo dans toutes ses parties, excepté le développement des anthérozoïdes et la fécondation si bien décrits par Hirase[1] et Ikeno[2]. Il a vérifié ainsi lui-même les assertions de ceux qui se sont occupés de cet arbre, et il a pu apporter quelques lumières nouvelles sur certains points restés douteux jusqu'à ce jour.

[1] Hirase, S., 1897 et 98. — [2] Ikeno, M. S., 1901.

Le développement du Ginkgo est suivi de la formation de l'embryon à la production des semences. Chaque organe est étudié au point de vue morphologique et anatomique. Tous les matériaux excepté ceux cités plus haut, provenaient des Ginkgos qui se trouvent dans différents jardins de Genève.

Genève, Octobre 1907.

NOTICE HISTORIQUE

Il ne sera donné un résumé que des travaux ayant trait à la découverte et à la classification du Ginkgo. Les autres seront cités à leur place dans les différents chapitres de l'exposé.

Ginkgo ou *Gin-an* est le nom populaire chinois [1]. Au Japon, le Ginkgo s'appelle *Icho-no-ki* ou encore *Ginnan-no-ki* [2]. C'est « *l'arbre aux quarante écus* » des Français [3] et le « *maidenhair-tree* » des Anglais.

Cet arbre a frappé les naturalistes dès sa découverte et l'intérêt qu'il présente est allé en augmentant. O. Heer [4] écrit en 1881 que le Ginkgo occupe parmi les arbres la même position que les éléphants parmi les mammifères. Il est appelé à tour de rôle « unicum de la création actuelle » [4], « ruine du monde préhistorique » [5], etc., et tout récemment M. G. Bonnier [6] écrit : « Le Ginkgo est devenu maintenant aussi célèbre dans le monde végétal que le fameux Amphioxus parmi les animaux. »

Il a été découvert par Kæmpfer au Japon vers l'année 1690 et décrit par ce naturaliste dans son *Amœnitatum exoticarum* en 1712 [7]. Il l'appelle « Ginkgo vel Ginan, vulgo Itsjo, arbor nucifera folio adiantino » et dit que les graines en sont saines et excellentes, que les Japonais les mangent au dessert et les mêlent à presque tous leurs mets. Le bois du Ginkgo est jugé léger et mou par Kæmpfer. Sa description est accompagnée d'un dessin d'une branche feuillée avec ovules.

[1] Kaempfer, E., 1712. — [2] Matsumura, I., 1905. — [3] Loudon, J. C., 1838. — [4] Heer, O., 1881. — [5] Fankhauser, J., 1882. — [6] Bonnier, G., 1907. — [7] Kaempfer, E., 1712, loc. cit.

On ignore le moment où cet arbre fut introduit en Europe. D'après Kops[1] cela aurait été la Hollande qui l'aurait eu la première (1727—1737). En Angleterre, il ne paraît pas avoir été connu avant 1754. En 1771, Gordon en envoya une plante à Linné[2] et celui-ci l'a dénommé dans sa *Mantissa plantarum*, la même année, « Ginkgo biloba ». Linné adopta donc le nom générique que Kæmpfer lui avait donné, et à cause de ses feuilles il y ajouta le nom spécifique de « biloba ». Malheureusement ce naturaliste n'avait point de fleurs à sa disposition à cette époque, voilà pourquoi il n'a pu donner au Ginkgo une place dans son système. Sa description se trouve dans un appendice aux Cryptogames. En 1784, il n'avait pas encore de place bien définie, car Thunberg[3] le met parmi les « plantae obscurae ». Smith[4] en 1796 s'est cru autorisé à changer le nom générique de *Ginkgo*, le jugeant « uncouth and barbarous » contre celui de *Salisburia*, et il préfère « adiantifolia » comme nom spécifique, car il trouve celui de « biloba » « not correct ». Il le place dans le système de Jussieu après le genre *Taxus* bien que la parenté ne soit pas très grande. Le nouveau nom donné par Smith a été adopté par Wildenow[5] qui le place encore parmi les « monœcia polyandria » entre les genres *Corylus* et *Platanus*. La même place lui est assignée par W. Townsend Alton dans le *Hortus Kewensis* en 1813[6]. D'autres, tels que Desfontaines[7], Persoon[8], Gouan[9], de Candolle[10] lui ont gardé les noms que Kæmpfer et Linné lui avaient donnés. Gouan et de Candolle se permettent de critiquer la manière de faire de Smith. De Candolle dit à ce sujet très judicieusement : « Je ne saurois souscrire à un changement d'un fâcheux exemple pour le progrès de l'histoire naturelle. » Gouan donne en 1812 une description du *Ginkgo biloba*, dit noyer du Japon. Il en pos-

[1] Kops dans Loudon, loc. cit. — [2] Linné, C. v., 1771. — [3] Thunberg, C. P., 1784. — [4] Smith, J. E., 1796. — [5] Wildenow, C. L., 1809. — [6] Townsend, W. et Alton, 1813. — [7] Desfontaines, R., 1829. — [8] Persoon, C. H., 1806. — [9] Gouan, A., 1812. — [10] de Candolle, A. P., 1818.

sédait dans son jardin un arbre qui avait été planté en 1788 par Broussonet et qui fleurit pour la première fois en 1812. C'était un pied mâle. Gouan donne un dessin de l'inflorescence mâle et classe le Ginkgo dans les différents systèmes connus de son temps. En 1819, Jacquin[1] s'occupe du Ginkgo et fournit un dessin de feuilles et de fleurs mâles ; il parle d'un arbre à Vienne, produisant des semences. Watson[2], en 1825, reproduit aussi des feuilles et des fleurs mâles en planches coloriées, et il cite un arbre mâle qui avait fleuri à Kew le 8 mai 1824 contre un mur. Ne connaissant qu'une seule sorte de fleurs, on le croyait monoïque et il fut placé dans cette classe. Mais A. P. de Candolle n'a pas été peu étonné quand il a découvert la plante femelle dans une campagne de Bourdigny près de Genève. Il envoya de ces fleurs à L. C. Richard[3] qui s'occupait tout spécialement de Conifères, et celui-ci fut en état de donner une description et des dessins de feuilles, de fleurs mâles et femelles, d'étamines, d'une fleur avec six ovules, de la semence, d'une section longitudinale de la semence avec embryon, d'une autre d'un jeune ovule, de cotylédons, de rameau court mâle, etc., comme on le trouve dans ses mémoires sur les Conifères et les Cycadées publiés par son fils A. Richard en 1827. C'est de cet arbre à Bourdigny planté vers l'année 1790 (le seul femelle en Europe à cette époque) que provenaient les boutures greffées sur des pieds mâles dans différents jardins en Europe. Bunge[4], en 1831, a publié une *Enumeratio plantarum quas in China boreali collegit...* et le Ginkgo y figure parmi les *Amentacées*. Endlicher[5] employant la nomenclature de Smith donne une bonne diagnose du Ginkgo et cite quelques années plus tard[6] dans sa *Synopsis coniferarum* des cas de polyembryonie.

Loudon[7], dans son *Arboretum et fruticetum britannicum*, ainsi que dans son *Encyclopædia of trees and shrubs*[8]

[1] Jacquin, 1819. — [2] Watson, P. W., 1825. — [3] Richard, L. C., 1826. — [4] Bunge, Al., 1831. — [5] Endlicher, St., 1836. — [6] Endlicher, St., 1847. — [7] Loudon, J. C., 1838, loc. cit. — [8] Loudon, J. C., 1842.

met le Ginkgo dans les *Taxacées* comme troisième genre. Il dit que la feuille du Maidenhair-tree établit une parenté entre les Conifères et les Corylacées. ZUCCARINI[1], lui aussi, range le Ginkgo parmi les *Conifères*, et il le compare aux *Cycadacées* notamment à *l'Encephalartos horridus*. Il trouve une ressemblance entre le rameau court du Ginkgo et le tronc du Cycas.

Dès lors, presque tous les botanistes sont d'accord quant à la place qu'occupe le Ginkgo dans le système des plantes. EICHLER[2], dans *Martius Flora brasiliensis* en fait une tribu à part : les *Salisburiées*. Cet auteur considère tous les Conifères comme appartenant à une seule famille. En 1866, NELSON[3] lui change encore une fois de nom. Il le nomme *Pterophyllus salisburiensis* et le rapproche des pins. DELPINO le sépare en 1889 des Taxacées et le met dans une famille à part, entre les Cycadacées et les Conifères. Il en fait dériver non pas les autres Taxacées, mais les Araucariacées. ENGLER[4] divise en 1892 les *Taxacées* en trois groupes : les *Ginkgoaceæ*, les *Podocarpeæ* et les *Taxaceæ*. Le Ginkgo reste donc dans les Taxacées jusqu'en 1897. A la suite de la découverte des spermatozoïdes par HIRASE[5] il change de place. ENGLER[6], dans ses «*Nachträge zu den natürlichen Pflanzenfamilien*» le sort des Taxacées et le met comme Delpino dans une famille à part. Cependant il reste encore parmi les *Coniférales*. Le développement des spermatozoïdes, la production d'une chambre pollinique, et le phénomène de la fécondation le rapprochent certainement des *Cycadales*, mais il y a pourtant des différences capitales. La structure anatomique de la tige et de la racine est à peu près celle des Taxacées : le développement foliaire est celui d'une Fougère. La structure florale et l'embryogénie sont uniques en leur genre : le Ginkgo se présente donc à nous comme un type isolé, et la formation d'une classe à part — les

[1] Zuccarini, J. G., 1840. — [2] Eichler, A. W., 1852. — [3] Nelson, 1866. — [4] Engler, A., 1892. — [5] Hirase, S., loc. cit. — [6] Engler, A., 1897.

Ginkgoales — semble être bien justifiée[1]. On trouve les Ginkgoacées jusque dans l'époque permienne, et les derniers travaux phyto-paléontologiques feront reculer de plus en plus l'origine des Gymnospermes[2]. Le Prof. Weiss[3], dans une séance de la Linnean Society a émis l'idée que toutes les *Taxacées* sont alliées au Ginkgo et descendent d'une souche filicinéenne. Puisque les *Botryoptéridées* sont le seul groupe bien reconnu parmi les Fougères archaïques, nous verrons dans la suite combien il est tentant de faire un rapprochement entre le Ginkgo et les *Botryoptéridées*. L'étude complète d'une plante aussi souvent examinée et discutée que le Ginkgo ne manque pas d'un grand intérêt.

[1] Engler, A., 1904. — [2] Oliver, F. W., 1906, New Phytologist. — [3] Weiss, 1906, New Phytologist

Chapitre Premier

L'EMBRYON

Nous rencontrons la première description de l'embryon du *Ginkgo* chez Endlicher[1], et il mentionne la possibilité de polyembryonie. Depuis lors, la morphologie de l'embryon a souvent été étudiée. C'est Strasburger[2] qui, le premier, s'est occupé de l'embryogénie. Malgré un matériel insuffisant, il a vu clairement que dans l'embryon sphérique issu de l'œuf il n'y a pas de cellule mère du point végétatif, mais qu'il y a des divisions superficielles, soit radiales, soit tangentielles, soit transversales. Il a aussi constaté l'absence d'un suspenseur et la rupture de l'archégone par les cellules supérieures de l'embryon. Il a examiné des embryons mûrs, avec leurs cotylédons, et il a trouvé un cas de polyembryonie ; mais il n'a pas donné une description détaillée de l'embryogénie, car il n'avait pas suffisamment de stades de développement à sa disposition.

Hirase[3] a observé également la formation d'un embryon sphérique. D'après cet auteur, il y aurait d'abord 256 noyaux libres représentant huit divisions, et puis formation de cloisons. Seward et Gowan[4] ont représenté un embryon qui ne paraît pas avoir été normal. Ils décrivent l'anatomie des cotylédons. Burgerstein[5] a examiné les embryons du Ginkgo, au point de vue physiologique, comme Molisch[6] l'avait fait quelques années auparavant. Coulter et Chamberlain[7] ont donné, en 1901, une contribution importante à l'embryogénie : ils confirment les

[1] Endlicher, St., 1847, loc. cit. — [2] Strasburger, Ed., 1872. — [3] Hirase, S., loc. cit., 1898. — [4] Seward and Gowan, 1900. — [5] Burgerstein, A., 1900. — [6] Molisch, H., 1889. — [7] Coulter, J. et Chamberlain, Ch. J., 1903.

particularités connues depuis Strasburger. Le fait que l'œuf est rempli de tissu, et qu'il n'y a pas, dès le début, de différence entre les régions de l'embryon, donnerait à penser, d'après ces auteurs, que le tout est plus primitif que chez les *Cycadacées* et les *Conifères*. Cependant, ajoutent-ils, cela pourrait être un caractère dérivé. D'après Arnoldi[1], la formation de l'embryon ressemblerait à celle des Cycadacées. Il dit que, dans les deux cas, la cellule œuf fécondée donne naissance à un corps sphérique pluricellulaire, dont la plus grande partie fonctionne comme suçoir ; le reste se développera en suspenseur, feuilles et racine.

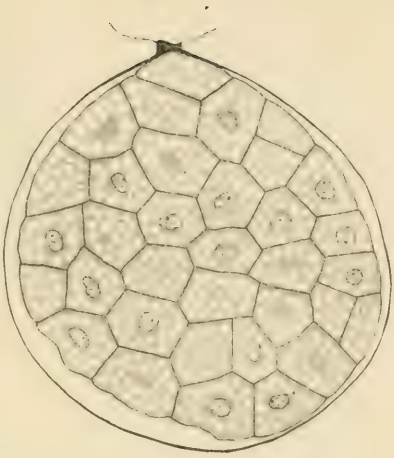


Fig. 2. — Section d'un protocorme montrant le commencement de la formation des cellules. gr. 160. (D'après H. Lyon).

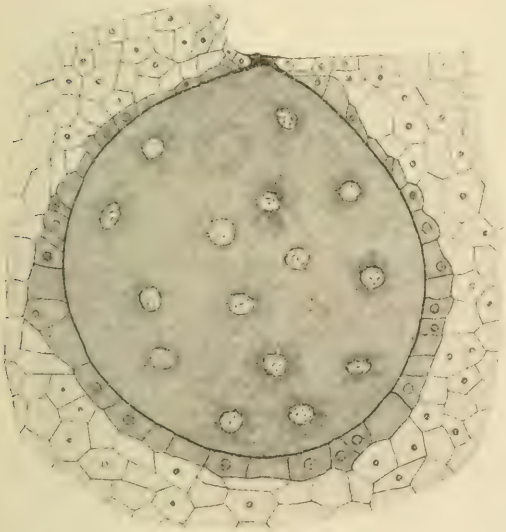


Fig. 1. — Section d'un protocorme où la division nucléaire est terminée. gr. 160 (d'après H. Lyon).

Le travail le plus considérable sur l'embryogénie est fourni par Harold Lyon[2]. C'est une étude fondamentale, et j'y aurai toujours recours, chaque fois que mes propres investigations feront défaut.

[1] Arnoldi, W, 1903, loc. cit. — [2] Lyon, H. L., 1904.

Le noyau de la cellule œuf fécondée se divise, et il y a formation de nombreux noyaux libres dans le cytoplasme (fig. 1). Lorsque les membranes cellulaires sont constituées, nous avons un tissu homogène sphérique (fig. 2).

Bientôt la partie supérieure se différencie de la partie inférieure. Dans la partie inférieure, les cellules se divisent plus fréquemment et sont riches en contenu. Les cellules superficielles se divisent en périclines et anticlines ; leurs noyaux sont grands, sphériques, avec une abondante chromatine. Par contre, dans la partie supérieure, — le suçoir d'Arnoldi, — les cellules perdent leur turgescence. Protoplasma et noyau montrent des signes de dégénérescence, et il n'y a plus de divisions cellulaires (fig. 3). Le proembryon peut, dans certains cas, donner

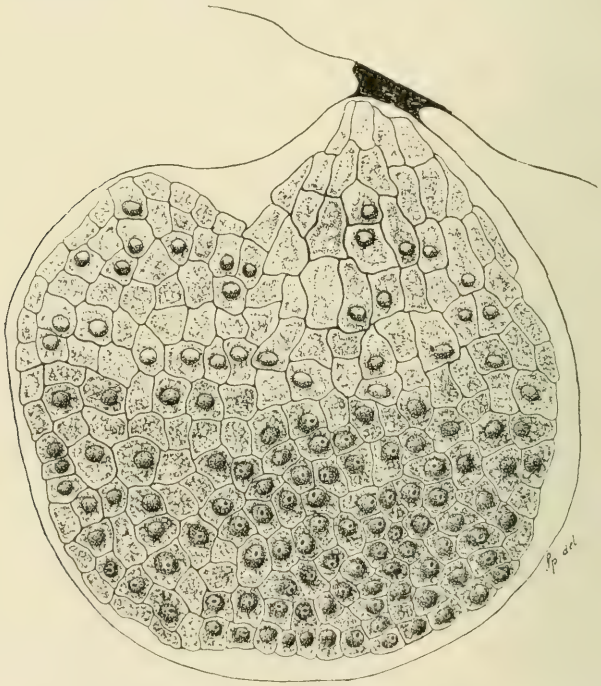


Fig. 3. — Section d'un embryon avec différenciation du blastème dans la partie inférieure ; en haut, à gauche, il y a probablement indication d'un second embryon.

naissance à deux embryons. Lyon montre aussi un dessin photographié d'un de ces cas (Pl. XXXIII, fig. 9).

Par la division successive des cellules, la forme sphérique devient cylindrique et l'embryon est ainsi poussé dans l'albumen farineux, qui est oblitéré et dissous au fur et à mesure ; comme nous le verrons plus tard, l'axe de l'albumen est préparé à ce passage de l'embryon. Dans le blastème se forment deux centres de croissance l'un derrière l'autre : en haut, le point végétatif de la racine, et en bas, séparé du premier seulement par quelques couches de cellules, celui de la tige. Ces deux points végétatifs naissent du même tissu méristématique dans l'axe

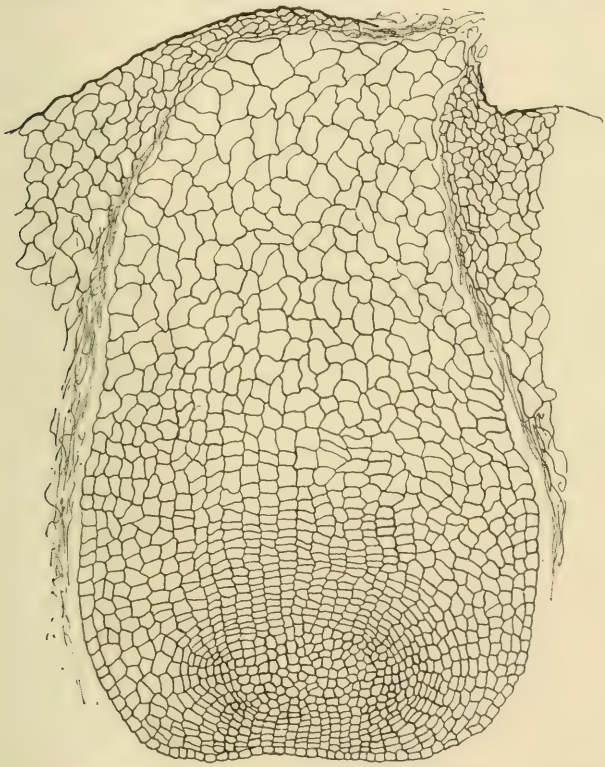


Fig. 4. — Section long. d'un embryon montrant la formation du point végétatif de la racine et de la tige en même temps que les premiers indices des cotylédons. gr. 80.

de l'embryon. Celui de la racine entre plus tôt en fonction. Une calotte de cellules commence à se diviser tangentiellement et produit ainsi des rangées divergentes de cellules autour d'un méristème pluricellulaire (fig. 4). Ce développement a pour résultat, premièrement un agrandissement du cylindre entre les deux centres de croissance, ainsi qu'un renflement dans la région du point végétatif de la radicule, (fig. 5) et secondement la formation de couches concentriques, qui se trouvent ainsi en dehors du cylindre et en dedans des cellules corticales de l'hypocotyle. Dans le cylindre il y a en outre un allongement des cellules, et grâce à cet allongement et aux multiplications cellulaires citées plus haut, la radicule sera poussée en dehors de l'albumen et de la semence. Arnoldi veut voir dans cette formation un suçoir, et au-dessous de celui-ci un suspenseur ; mais chez le Ginkgo, il n'y a pas de suspenseur comme chez les autres Conifères.

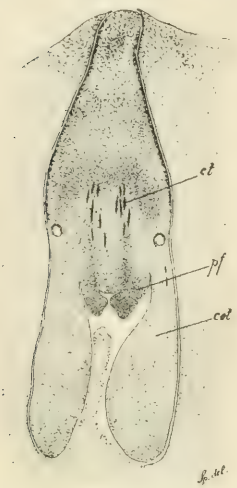


Fig. 5. — Schéma d'une section longitudinale dans un embryon ct. : cellule à tannin ; pf. : première feuille ; cot. : cotylédon.

Les cellules à l'intérieur du cylindre donneront la moelle (fig. 6) : elles sont formées par des divisions tangentielles des initiales. Dans le pourtour de la moelle, dans le voisinage immédiat du méristème fasciculaire, déjà indiqué à ce moment par des cellules plus étroites et d'un contenu plus riche, se trouvent de longues cellules à tannin qui indiquent ainsi, dans une section longitudinale, le cylindre central. Elles montent vers le sommet végétatif un peu plus haut que les initiales du bois, elles apparaissent chez le Ginkgo à peu près 0.5 mm au-dessous du sommet. Cette distance est formée par une colonne d'environ 30 couches de cellules ; les initiales du bois

apparaissent à 0.7 mm du sommet. En dehors de ces sacs à tannin, on remarque de petites cellules se divisant longitudinalement et indiquant la région du péricycle. Les cellules du périblème, qui viennent ensuite, sont un peu plus larges et se divisent par anticlines et périclines. Les initiales du périblème se trouvent dans la même calotte, au sommet. Là se forment, comme je l'ai déjà dit, un grand nombre de couches concentriques qui entourent le cylindre et qui se continuent sur les côtés dans les couches corticales de l'hypocotyle et dans son épiderme en se divisant ici seulement par anticlines. C'est le périblème qui constitue la coiffe dont les couches les plus extérieures s'exfolient et sont remplacées au fur et à mesure par d'autres couches, grâce à des divisions tangentielles à l'intérieur. La racine du Ginkgo n'a donc point de vrai épiderme.

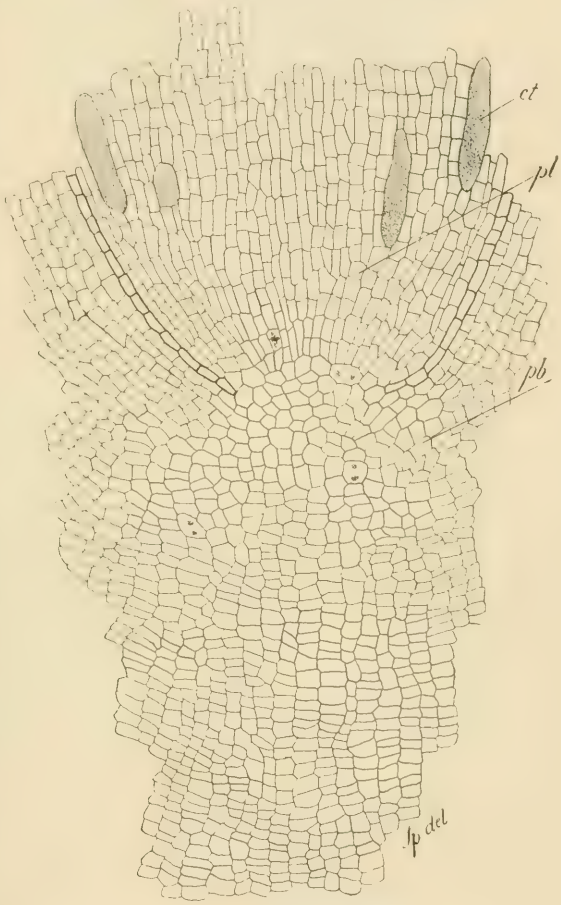


Fig. 6. — Point végétatif de la racine primaire. ct. : cellule à tannin ; pl. : plérome ; pb. : périblème.

De même que nous n'avons pas trouvé d'initiales dans la racine, nous n'en trouvons pas non plus dans la tige, quoique Hofmeister en signale la présence dans les embryons des Conifères. Strasburger[1] a décrit en détail le point végétatif de *l'Araucaria* et de *l'Ephedra*, et il dit, à propos des *Taxacées*, *Cupressinées*, *Taxodinées* et *Sequoinées*, qu'elles occupent, en ce qui concerne leur point végétatif, le milieu entre ces deux types. Il indique pour *Taxus*, *Podocarpus*, *Saxe-Gothaea*, *Ginkgo*, *Thuja*, *Cupressus*, *Sequoia* et *Cryptomeria* un protoderme complet et indépendant, et au-dessous de celui-ci un périblème le plus souvent composé de deux couches de cellules ; puis un plérome, avec plusieurs initiales à son sommet. Mais comme chez *Ephedra*, ajoute-t-il, la limite entre les initiales du périblème et celles du plérome n'est pas assez bien tracée pour qu'on puisse se prononcer avec certitude en faveur de la nature de l'un ou de l'autre. Il a trouvé ici aussi des modifications.

Fig. 7. — Point végétatif de la tige primaire.

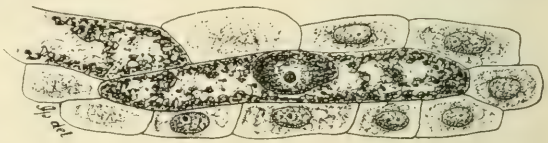


Fig. 8. — Cellule à tannin du cylindre central d'une plantule avec noyau en décomposition, gr. 430.

Fig. 9. — Bourrelet des cotylédons autour du sommet de la tige, vu d'en haut.

[1] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit.

comme chez Ephedra, où les cellules du protoderme se divisent.

Fankhauser[1] a donné une description du point végétatif, et deux dessins, montrant l'un une section longitudinale du bourgeon terminal d'un rameau long, et l'autre une section longitudinale d'un bourgeon axillaire. Ses recherches confirment ce qu'avait dit Strasburger.

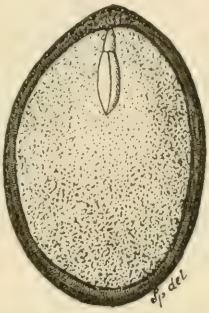


Fig. 10. – Section longitudinale de l'albumen avec un embryon mûr.

J'ai étudié le point végétatif de la tige d'un embryon (fig. 7). Ici déjà il est large, et la limite entre les trois régions me semble difficile à établir. Les divisions périclines dans les cellules superficielles sont rares il est vrai, mais pourtant on en rencontre parfois : elles sont plus fréquentes sur les cotylédons et les primordes. Le plérome et le périblème ne peuvent être séparés avec netteté. Quatre ou cinq couches au-dessous de l'épiderme nous avons quelques grandes cellules, qui sont sans doute les initiales soit du périblème soit du plérome, car à partir de ces cellules nous voyons des rangées de cellules, comme nous l'avons constaté pour la racine, avec cette différence que le périblème ne forme point de série de cellules en avant, comme il le fait dans la racine pour former une coiffe.

Fig. 11. Embryon dont les cotylédons sont couverts de glandes sécrétrices.

Dans l'embryon il n'y a pas de poches sécrétrices dans la moelle, mais sur les exemplaires fixés à la liqueur de Flemming j'ai constaté dans le cylindre central, outre les sacs à tannin, des cellules à gouttelettes huileuses. Arnoldi[2], lui aussi, a remarqué ces cellules allongées, d'apparence brunâtre ; selon moi ce sont des sacs à

[1] Fankhauser, J., 1882. — [2] Arnoldi, W., 1903, loc. cit.

tannin, tandis que lui veut y voir des cellules conductrices pour les hydrates de carbone, parce qu'elles renferment une grande quantité de glucose. Au début, cela pourrait, en effet, être le cas ; mais à un degré plus avancé, j'y ai vu les réactions typiques du tannin. La fig. 8 présente une cellule à tannin du cylindre central. Le noyau est voué à la désorganisation ; et par la rupture des parois transversales des rangées longitudinales il se forme alors de longs tubes à tannin.

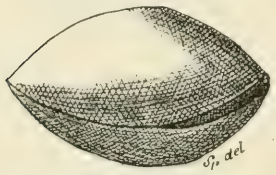


Fig. 12. — Semence en germination avec le noyau entrebaillé.

L'écorce des embryons mûrs contient beaucoup d'amidon ; et la tigelle, les cotylédons et les feuilles, possèdent des poches sécrétrices presque sphériques qui naissent par la désorganisation d'une masse de cellules.

Le tissu fasciculaire se différencie par rapport aux cotylédons et descend dans le corps de l'embryon. Quelquefois on voit se différencier plusieurs éléments annelés et spiralés du protoxylème dans les cotylédons, avant la croissance intraséminale, mais la formation du xylème reste stationnaire jusqu'à l'éveil de la végétation.

Fig. 13. — Semence en germination 15 jours après l'ensemencement.

Les cotylédons apparaissent de bonne heure. Ils naissent dans le tissu marginal du méristème apical et forment un bourrelet autour du point végétatif de la tige (fig. 9). Ils s'agrandissent par leur sommet, où se trouve un méristème. La plupart des embryons ont deux cotylédons, mais on en rencontre aussi à trois cotylédons. La polyembryonie a été constatée plusieurs fois, d'abord par Endlicher[1], ensuite par Sauer[2] et Strasburger[3]. Cook[4] en a recherché

[1] Endlicher, St., 1847, loc. cit. — [2] Braun, A., 1860. — [3] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit. — [4] Cook, M. T., 1902.

la fréquence, et il a trouvé que deux pour cent des semences ont deux embryons, résultat du développement de deux oosphères sur le gamétophyte. En général, même si deux ou trois archégones ont été fécondés, un seul embryon réussit dans la lutte pour l'existence, et les autres avortent. La polyembryonie peut résulter aussi d'un dédoublement du blastème formé dans la cellule œuf après la fécondation, comme nous l'avons vu plus haut.

Fig. 14. — Semence en germination trois semaines après l'ensemencement, montrant la radicule et indication de la plumule.

L'embryon mûr occupe l'axe du gamétophyte sur une longueur qui varie : plus les embryons sont courts, plus ils sont trapus. J'ai mesuré des embryons qui avaient 4 à 7 millimètres de longueur et occupaient ainsi un tiers de la semence (fig. 10). Les cotylédons tournent leurs côtés concaves l'un contre l'autre : ils sont blancs, sauf leur sommet, qui est jaune ou un peu verdâtre. Ils sont couverts de glandes sécrétrices légèrement proéminentes (fig. 11). La partie au-dessus des cotylédons se colore en noir dans le fixatif de Flemming, parce que les cellules superficielles contiennent beaucoup de tannin et que le tannin se colore en noir par l'acide osmique. A la germination le gamétophyte gonfle énormément et fait éclater le noyau pierreux, généralement en suivant les côtes. Puisque le gamétophyte contient surtout de l'amidon, il est clair que sa transformation en bioses et

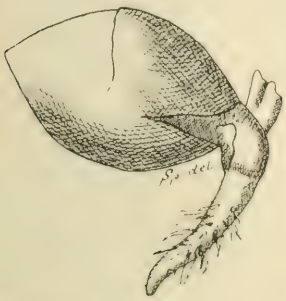


Fig. 15. — Germination après quatre semaines.

Fig. 16. — Plantule dont les cotylédons sont libérés de l'albumen.

hexoses par des ferments produit des forces osmotiques suffisamment grandes pour effectuer l'entrebâillement du noyau à l'extrémité micropylaire (fig. 12). Mais l'embryon, lui aussi, se développe ; les méristèmes de la radicule et de la tigelle sont très actifs, et les cotylédons augmentent beaucoup de volume. Quinze jours après l'ensemencement la radicule sort (fig. 13). Une semaine plus tard, la plumule est poussée au dehors et la radicule a pris la direction habituelle des racines (fig. 14). Après une nouvelle semaine, on a une germination comme la représente la fig. 15. Les feuilles de la plumule ne sont plus horizontales, comme à l'origine, mais croissent maintenant dans une direction opposée à celle de la racine. Si on sort les cotylédons du noyau (fig. 16), nous avons une plantule qui a des cotylédons de deux centimètres de longueur et une radicule d'un centimètre et demi, pourvue d'une grande quantité de poils absorbants.

Chapitre II

LA JEUNE PLANTE

Les deux ou trois premières feuilles qui suivent les cotylédons ne produisent pas le limbe en forme d'éventail si caractéristique dans les feuilles du Ginkgo (fig. 17). Un peu étalées sur toute leur longueur elles restent petites, et ne sont en réalité que des écailles. Les cotylédons et les premières feuilles portent à leur aisselle des bourgeons rudimentaires.

La croissance de la plantule est assez rapide, la tige s'allonge et pousse à son sommet une couronne de feuilles assez serrées, dont la phyllotaxie est selon le type 3/8. Les feuilles qui forment cette couronne présentent un limbe profondément bilobé (fig. 18). En partant de la loi biogénétique de Fritz Muller couramment admise : que l'ontogénie répète la phylogénie, on s'est appuyé sur la forme juvénile des feuilles de Ginkgo pour avancer que ce genre a eu dans les temps reculés des feuilles plus divisées qu'il ne les a aujourd'hui.

De bonne heure dans la saison la plantule arrête sa croissance apicale et forme un seul et unique bourgeon à son sommet ; tandis que la croissance secondaire, dans le cylindre central et dans l'écorce, ne s'arrête que vers l'automne. La figure 19 montre la phyllotaxie du bourgeon terminal. Elle est ici entre les types 3/8 et 5/13.

Fig. 17. — Jeune plante montrant les deux premières feuilles.

La racine primaire se développe comme chez tous les Gymnospermes en racine pivotante, et sur cette racine naissent tout de suite après la germination des racines secondaires. Les poils absorbants sont extrêmement caducs ; on les trouve un peu au-dessus du point végétatif et seulement sur les racines qui n'ont pas dépassé une certaine longueur ; avec l'allongement de la racine.

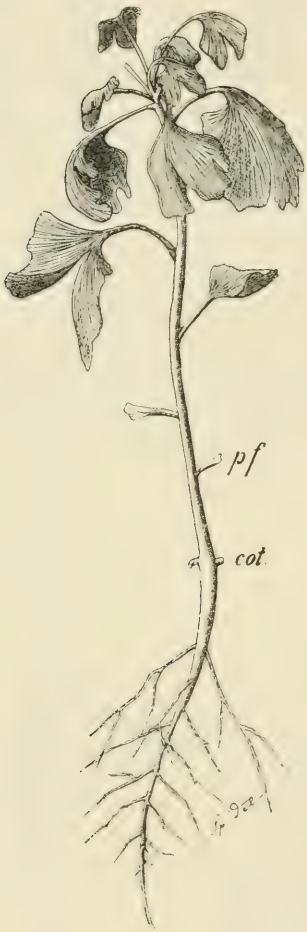


Fig. 18. — Jeune plante avec une couronne de feuilles, p. f. : premieres feuilles ; cot. : cotylédons.

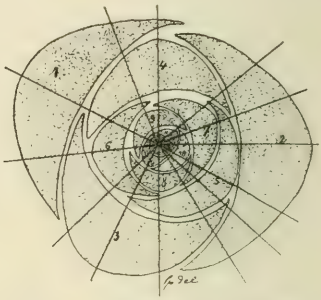


Fig. 19. — Phyllotaxie du bourgeon terminal.

et le développement du méristème secondaire dans celle-ci. ils se flétrissent.

L'anatomie des cotylédons

Si on fait des coupes dans les embryons mûrs, on ne voit que peu d'éléments ligneux dans les cotylédons ; ils se trouvent à la hauteur du point végétatif (v. fig. 5), et descendent plus tard dans l'hypocotyle et la radicule. Les faisceaux sont pourtant préformés par un méristème dans toute la longueur des cotylédons.

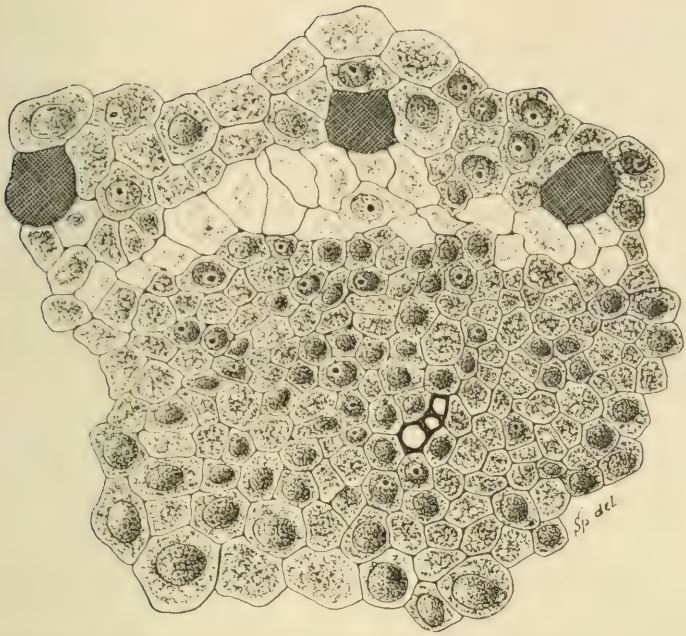


Fig. 20. — Moitié d'un faisceau cotylédonaire au commencement du développement. gr. 450.

Les premiers éléments ligneux sont des trachées spiralées. Le liber a dû fonctionner plus tôt que le bois, car l'on trouve vers l'extérieur des initiales de faisceau de grandes cellules qui ont servi de tubes criblés ; elles sont pauvres en protoplasma et, pour la plupart, dépourvues

Fig. 21. — Section d'un embryon montrant *a*) les deux cotylédons et la tigelle et *b*) les deux cotylédons et les quatre premières feuilles.

de noyaux. Plus en dehors il y a des cellules à tannin qui accompagnent généralement les faisceaux et se trouvent en grand nombre, surtout au-dessous de l'épiderme dorsal des cotylédons (fig. 20 et 21). Bientôt se forment des trachées annelées et réticulées. Le soi-disant tissu de transfusion est aussi représenté : il part des angles extérieurs des deux faisceaux, et décrit un arc vers l'intérieur (fig. 22).

Il se forme entre le bois et le liber une assise génératrice qui peut relier les deux faisceaux et se recourber en arrière en suivant le tissu de transfusion. Le protophloème a des membranes épaissies, cependant à ce stade on n'y trouve pas encore de fibres libériennes. Les faisceaux descendent dans la tigelle, mais ils ont été formés antérieurement dans les cotylédons. Les cotylédons se développent continuellement dans le gamétophyte, et, gênés par le noyau pierreux, ils se recourbent (fig. 23). La figure 24 montre trois sections faites à des hauteurs différentes dans les

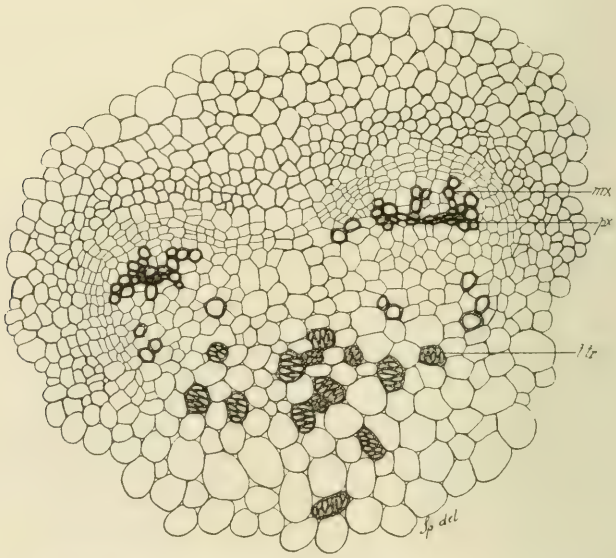


Fig. 22. — Faisceau d'un cotylédon ; mx. : métaxylème ; px. : protoxylème ; ttr. : tissu de transfusion. gr. 150.

cotylédons : *a)* à la base, *b)* au milieu, et *c)* au sommet. Au sommet les cotylédons restent souvent adhérents (toutefois sans être soudés) et libérés de l'enveloppe séminale ils peuvent se séparer en étant toujours hypogés.

Des sections pratiquées dans des cotylédons montrent à peu près à toutes les hauteurs la forme et la structure d'une section de pétiole ; pourtant on rencontre des cotylédons dont chaque moitié de faisceau présente une bifurcation (fig. 29), et Miss E. Thomas [1], dans un travail tout récent, voit dans ce fait une ressemblance avec les cotylédons des *Cycadacées*; pour ma part, cela me semble plutôt être le début de la bifurcation caractéristique du limbe de la feuille normale. Au sommet et vers le milieu, les cotylédons laissent entre eux un espace qui est rempli par du tissu détruit du gamétophyte.

Fig. 23. — Cotylédons d'une semence au mois de juin.

Miss Wigglesworth [2] a trouvé des stomates des deux côtés des cotylédons, surtout du côté supérieur. Elle pense qu'il y a entre les deux cotylédons une couche d'air, et que les stomates ont ainsi une fonction respiratoire. La présence de stomates lui suggère l'idée qu'à un moment donné les cotylédons du Ginkgo étaient épigés et s'étendaient à la surface comme c'est le cas pour d'autres Gymnospermes. En

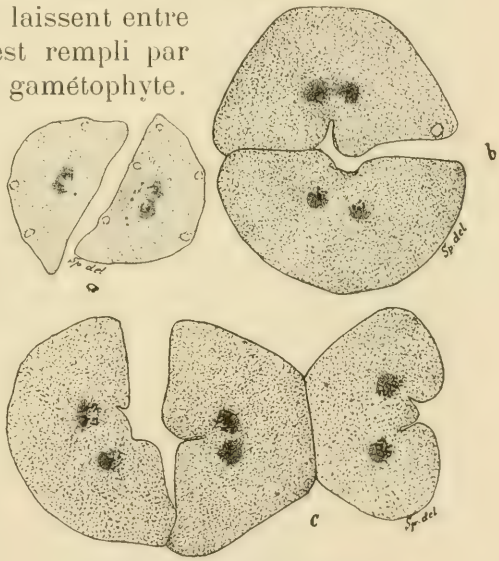


Fig. 24. — Sections faites à des hauteurs différentes dans les cotylédons.

[1] Thomas, Miss E., 1907. — [2] Wigglesworth, Miss G., 1907.

effet, il y a des stomates des deux côtés, mais du côté inférieur j'en ai vu seulement à la base des cotylédons, à l'endroit où ils sortent de la semence. Les cellules stomatiques sont grandes et entourées d'un nombre variable de cellules annexes plus petites que les autres cellules épidermiques. L'ostiole, toujours grand ouvert, se présente de face, souvent sous une forme arrondie, ou étiré dans une direction perpendiculaire à l'axe du stomate (fig. 25). Porsch [1] prétend au contraire que l'ouverture du stomate est très réduite.

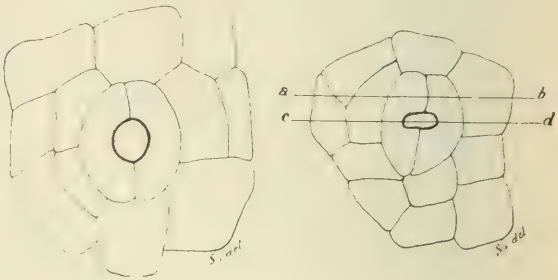


Fig. 25. — Stomates de cotylédon vus de face.

La figure 25 nous montre une section transversale d'un stomate. La forme des cellules stomatiques est à peu près celle qu'on rencontre chez les autres Conifères (la forme typique de *l'Iris*), avec épaississement, surtout du côté supérieur. La fig. 27 montre, dans une coupe transversale, deux plans différents indiqués sur la fig. 25, c'est-à-dire le plan *c d* en avant, avec les épaississements des cellules stomatiques, et un autre, *a b*, davantage vers le pôle des dites cellules, où l'on voit des membranes moins épaisses. La fig. 28 est une coupe longitudinale d'un stomate. Toutes ces sections font voir que les cellules stomatiques se trouvent à peu près au même niveau que les autres cellules épidermiques.

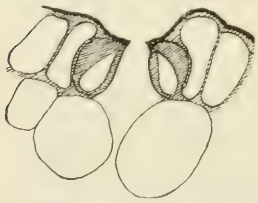


Fig. 26. — Sect transversale d'un stomate de cotylédon.

D'après la forme des stomates je serais tenté de les interpréter comme des stomates aquifères. On sait que les

[1] Porsch, O., 1905, p. 57.

hydathodes peuvent absorber l'eau[1]. MINDEN a observé l'absorption de l'eau par des hydathodes chez différentes plantules. Les cellules stomatiques contiennent de l'amidon ; cependant cet amidon n'est pas produit par photosynthèse dans ces cellules, mais il est formé par des amyloplastides. Les sucres accumulés dans le gamétophyte sont absorbés par les cotylédons et quelquefois transformés de nouveau en amidon dans les cellules stomatiques.

Fig. 27. — Sect. transversale d'un stomate de cotylédon montrant deux plans différents. gr. 460.

Le mésophylle est constitué par du parenchyme à cellules ovales gorgées d'amidon qui possèdent des ponctuations simples. Il n'y a pas de tissu palissadique. Les poches sécrétrices apparaissent de bonne heure et sont surtout nombreuses à la base des cotylédons. Il faut en distinguer deux sortes : premièrement les canaux à tannin qui naissent par la destruction des membranes transversales d'une rangée longitudinale de cellules (fig. 30), (j'ai déjà parlé de ces sacs à tannin à propos de l'embryon, je n'y reviendrai donc plus) ; secondement, les poches sécrétrices dont j'ai étudié l'origine dans un autre travail[2]. J'ai émis l'idée qu'elles naissent par lysigénie, contrairement à ce qui arrive en général chez les Conifères, où les canaux sécréteurs sont d'origine nettement schizogène. TUNMANN[3]

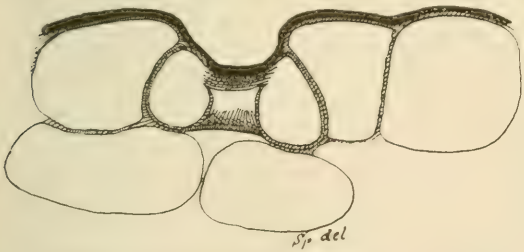


Fig. 28. — Sect. longit. d'un stomate de cotylédon.

[1] Haberlandt, G., *Physiologische Pflanzenanatomie*, 1904. — [2] Sprecher, A., 1907. — [3] Tunmann, O., 1905.

Fig. 29. — Sect. transv. d'un cotylédon avec chaque moitié du faisceau dédoublée.

admet pour les poches sécrétrices du Ginkgo une origine schizo-lysigène, dans le sens de Tschirch[1], c'est-à-dire un écartement de cellules suivi d'une destruction cellulaire. Selon moi, ce fait est difficile à prouver. Dans les cotylédons, de même que dans les autres organes du Ginkgo, j'ai observé des groupes de cellules en voie de différenciation semblables à ceux qui donnent naissance aux cordons libéro-ligneux. Dans les deux cas nous avons des divisions plus fréquentes que dans le pourtour, un contenu cellulaire plus riche, et des noyaux plus grands. Cependant les cellules qui formeront les poches sécrétrices se décollent et présentent bientôt des symptômes de dégénérescence. Elles seront dissoutes, et à leur place se formera la poche sécrétrice. Ce sont les noyaux qui résistent le plus longtemps à la destruction : ce fait s'observe fréquemment dans les cas de destruction cellulaire, quelle qu'en soit la cause : autolyse ou envahissement parasitaire. Le premier contenu des poches sé-

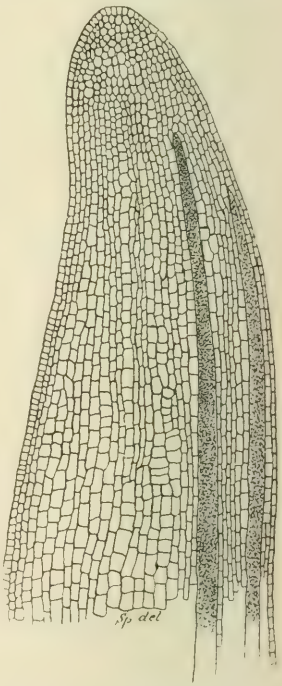


Fig. 30. — Sect. longit. d'un cotylédon indiq. des sacs à tannin.

[1] Tschirch, A., 1900.

crétrices est donc fourni par la substance de ces cellules détruites ; ce sont ensuite les cellules du pourtour qui fournissent les matières résinogènes. Parmi celles-ci on peut citer en première ligne le tannin, qu'on rencontre presque toujours dans les cellules de bordure ; puis l'amidon, qui n'est pas employé directement pour former la sécrétion, puisqu'on ne le trouve pas dans les cellules de bordure. Comme le montre la fig. 11, les poches sécrétrices sont trahies à l'extérieur par de légères protubérances, et la fig. 24 *a* explique très bien comment l'épiderme peut être soulevé par la poche sécrétrice, puisqu'elle se trouve si près de la surface. Si la pression dans les poches est très grande, elle peut provoquer une rupture du tissu qui la sépare de l'extérieur (fig. 31). J'ai même vu des cas où la poche sécrétrice déversait son contenu au dehors par cette ouverture. Il est possible que chez les cotylédons cette excrétion ne serve plus, comme dans d'autres cas, à protéger la plante, mais peut-être bien à aider à la digestion de l'albumen.

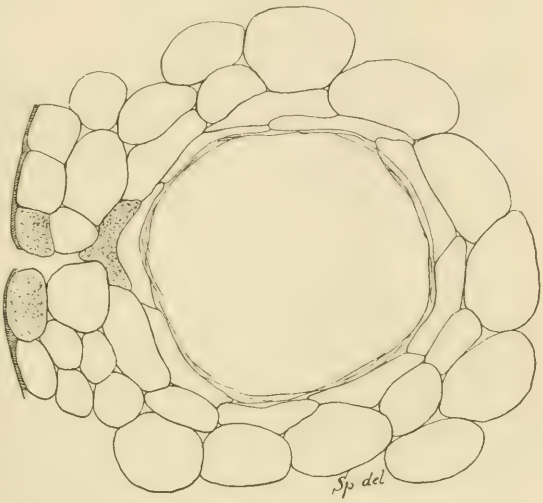


Fig. 31. — Poche sécrétrice d'un cotylédon adulte montrant une rupture de la paroi. gr. 330.

Revenons maintenant aux faisceaux des cotylédons, et examinons un faisceau dans un cotylédon bien développé, comme on les voit en été lorsqu'ils n'ont pas été détruits sous la terre. Sur la fig. 32 on voit que le métaxylème est augmenté du côté du phloème par quelques

trachéides à ponctuations aréolées, comme le montre aussi la section longitudinale (fig. 33). Dans le liber il y a maintenant des fibres. Dans ces deux figures nous constatons la présence du « tissu de transfusion » : sur la section transversale il part des angles extérieurs du faisceau et se recourbe en arrière, sur la coupe longitudinale on le voit

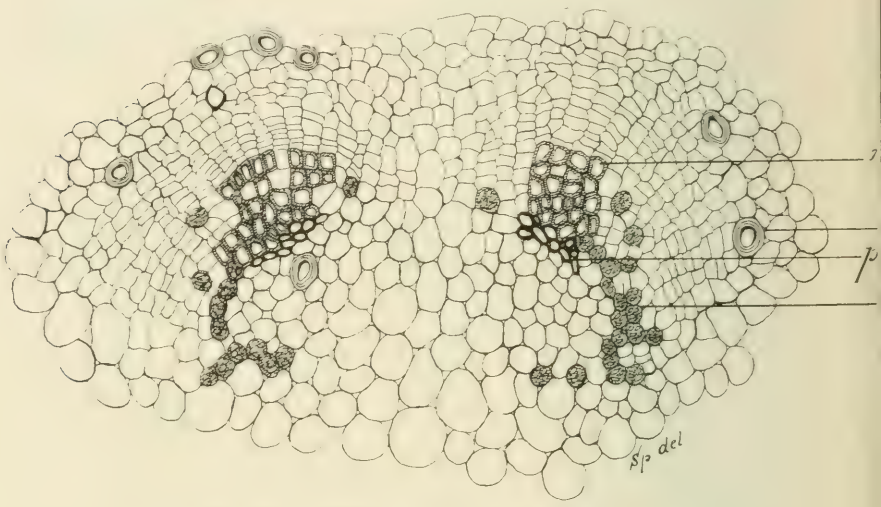


Fig. 32. — Faisceau d'un cotylédon adulte.
mx.: métaxylème ; px. : protoxylème ; ttr.: tissu de transfusion : f. : fibres.

à l'intérieur des initiales du protoxylème. Il est constitué par des éléments annelés ou réticulés plus courts que ceux qui se trouvent dans le bois centrifuge.

Puisque ce tissu connu le plus souvent sous le nom de *tissu de transfusion* est un tissu très discuté, et puisqu'il y a des auteurs qui admettent pour le faisceau des cotylédons du Ginkgo un bois centripète et un tissu de transfusion, il faut que je m'arrête un peu à ce dit tissu qu'on rencontre dans la plupart des organes du Ginkgo.

Le tissu de transfusion

Pour commencer, je résumerai quelques observations faites par différents savants sur le tissu de transfusion

du *Ginkgo*. En ce qui concerne le tissu de transfusion chez les autres Conifères, je renverrai le lecteur à la publication excellente de C. Bernard[1], où se trouve un résumé de tous les travaux traitant ce sujet.

Karsten[2], le premier, a constaté, en 1847, autour du faisceau fibro-vasculaire du *Podocarpus*, des cellules épaissies et ponctuées. Il n'a pas semblé attacher grande importance à ce fait, puisqu'il s'est contenté de le signaler dans la légende de la fig. 4, pl. X, p. 192.

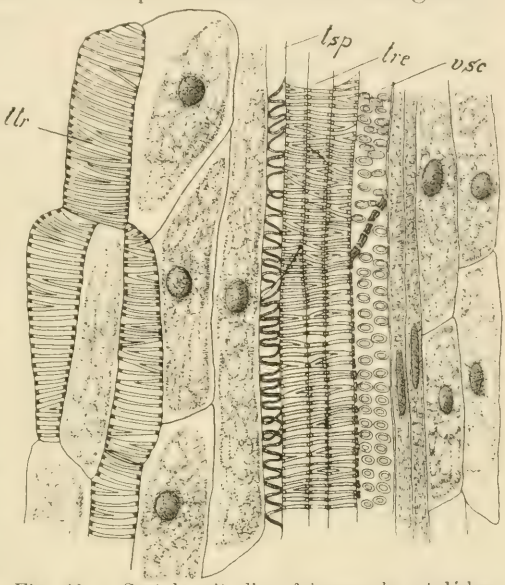


Fig. 33. — Sect. longit. d'un faisceau de cotylédon. ttr. : tissu de transfusion ; tsp. : trachée spiralée ; trc. : trachée réticulée ; vsc. : vaisseau scalariforme.

Depuis lors d'autres botanistes ont observé cette formation cellulaire, et son importance morphologique et physiologique a été souvent discutée sans qu'on soit arrivé à une entente définitive. H. v. Mohl[3] l'a appelée : « tissu de transfusion », et ce nom s'est perpétué dans la littérature. Cet auteur le considère comme une modification du parenchyme foliaire, il le dit absent des tiges des *Conifères* en général et des pétioles de Salisburia en particulier. Ce tissu est donc en rapport avec les fonctions des feuilles, il sert à y répandre le suc et à le faire revenir aux faisceaux. De Bary[4] l'a décrit, et il lui semble remplacer les ramifications des nervures dans les

[1] Bernard, Ch., 1904. — [2] Karsten, H., 1847. — [3] v. Mohl, A., 1871. — [4] de Bary, A., 1877.

feuilles des Gymnospermes. Il a constaté un développement plutôt minime de ce tissu chez le Ginkgo en comparaison avec les autres Conifères.

Si von Mohl n'a pas trouvé de tissu de transfusion dans le pétiole du Ginkgo, ZIMMERMANN[1], par contre, a constaté sa présence. Il consent à lui conserver son nom de « tissu de transfusion », malgré le doute qu'il éprouve sur la valeur physiologique de ces cellules.

SCHEIT[2] a étudié ce tissu chez un grand nombre de Conifères. Il distingue très bien chez le Ginkgo la gaine fasciculaire du tissu de transfusion, lequel apparaît dès le coussinet foliaire et s'étend jusqu'au sommet de la feuille. Dans le limbe de la feuille, la gaine fasciculaire disparaît et est remplacée par du tissu de transfusion. Scheit reproche à BERTRAND[3] d'avoir confondu les deux choses. Les dispositions diverses du tissu de transfusion chez les différents Conifères ne seraient, d'après Scheit, qu'une adaptation individuelle en vue de la diffusion de l'eau dans la feuille. Le milieu ambiant aurait une influence sur le nombre, la disposition et les caractères de ces formations, qui seraient en relation avec la transpiration. Il insiste sur leur importance paléontologique: cependant il serait prématuré de tirer de sa présence chez des fossiles des conclusions sur le climat et le sous-sol où ils ont vécu.

MAHLERT[4] a rencontré le tissu de transfusion (en petit nombre de cellules) de chaque côté des deux faisceaux du pétiole. Il distingue ces cellules des cellules de la gaine par leurs ponctuations qui sont de forme allongée et donnent à l'élément ligneux une apparence réticulée. Cette forme des éléments de transfusion se rencontre chez toutes les *Taxinées* sauf *Pseudo-Larix*, *Sciadopitys* et *Torreya* qui possèdent des ponctuations aréolées entre les épaississements réticulés. Par contre, les cellules de la gaine se font remarquer par leurs ponctuations

[1] Zimmermann, A., 1880. — [2] Scheit, M., 1883. — [3] Bertrand et Cornaille, 1901. — [4] Mahlert, A., 1885.

simples. Mahlert trouve une gaine fasciculaire également dans le limbe de la feuille du Ginkgo, et en ce qui concerne le nombre des éléments du tissu de transfusion, il n'est pas non plus d'accord avec Scheit.

Worsdell[1] pense que le tissu de transfusion des Conifères remplace la nervation des feuilles de Dicotylées. Le Ginkgo diffère des autres Conifères en ce sens que, possédant des nervures dichotomiques, il a besoin d'une moins grande quantité de tissu de transfusion. Avec Solms-Laubach, Williamson et Scott, Worsdell applique le terme de « mésarque » aux faisceaux qui ont deux bois primaires, l'un centripète (intérieur au protoxylème), l'autre centrifuge (extérieur au protoxylème). Il adopte le terme « endarque », suggéré par Scott, pour désigner la structure d'un faisceau où tout le métaxylème est centrifuge (extérieur au protoxylème, c'est-à-dire dans la direction du phloème). Worsdell a étudié les cotylédons du Ginkgo et y a trouvé peu de bois centrifuge ; par contre, il a constaté à l'intérieur du protoxylème la présence d'éléments qu'il nomme « trachéides », ce qui, selon lui, serait la preuve d'un faisceau mésarque. Ces éléments allongés et de forme étroite passent insensiblement au tissu de transfusion à cellules plus courtes et larges. Dans le limbe des feuilles de Ginkgo, Worsdell trouve aussi une ou deux trachéides de bois centripète, mais il y en a bien moins que dans les cotylédons. Sur les côtés du faisceau il constate un tissu de transfusion typique, consistant en larges trachéides avec des épaississements réticulés et des ponctuations aréolées. Dans les faisceaux du pétiole il y a beaucoup de métaxylème centrifuge, par conséquent très peu d'éléments de bois centripète. Le tissu de transfusion n'est ni un tissu nouveau, né du parenchyme fondamental de la feuille ou des cellules péricycliques (Van Tieghem), ni l'équivalent d'une veine latérale, ou branche de faisceau, comme Lignier[2] se l'imagi-

[1] Worsdell, W. C., 1897. — [2] Lignier, O., 1892.

nait. Worsdell est arrivé à la conclusion que ce tissu dérive directement du xylème centripète, quoique dans les feuilles de la plupart des Conifères son origine soit à présent presque entièrement effacée à cause de l'oblitération du xylème centripète, tissu si important chez les ancêtres des Conifères (les plantes fossiles en sont la preuve). Ce tissu est encore en plein développement chez les *Cycadacées* modernes, de même que le tissu de transfusion normal. Worsdell croit avoir vu du bois centripète dans le faisceau foliaire des *Céphalotaxus, Taxus, Araucaria, Dammara, Sequoia gigantea, Pinus pinaster. Cunninghamia, Saxe-Gothea, Torreya.* Il pense que la présence du xylème centripète dans les faisceaux des cotylédons du *Ginkgo* et du *Cycas* ainsi que les caractères externes et la structure anatomique de fossiles tels que *Medullosa, Lyginodendron, Nœggerathia,* sont une preuve en faveur de sa conclusion que le *Ginkgo* et le *Cycas* tiennent une position intermédiaire entre un groupe primitif de plantes à nature filicinéenne et les Gymnospermes modernes.

L'opinion de Worsdell au sujet du faisceau mésarque dans les cotylédons du Ginkgo est relevée par Seward et Gowan[1] qui s'y rangent. Ces auteurs disent que le tissu de transfusion est peu développé dans les cotylédons, mais que parfois on en rencontre une certaine quantité sur un des côtés du faisceau. Dans les écailles des bourgeons, ils ont trouvé un certain nombre d'éléments de xylème centripète avec du tissu de transfusion de chaque côté du faisceau. Toujours avec Worsdell ils constatent que le faisceau du limbe présente peu de xylème centripète, et que les éléments du tissu de transfusion qu'on trouve de chaque côté du faisceau ont la forme de trachéïdes réticulées d'un diamètre plus grand que les trachéïdes du xylème centrifuge. Le pétiole est dans le même cas que le limbe, mais le tissu de transfusion

[1] Seward, A. C. and Miss Gowan, J., 1900.

peut s'y trouver en quantité variable ou même en être absent. Au sujet de la fleur femelle, Seward et Gowan remarquent que le bois centripète et le tissu de transfusion sont abondants dans le faisceau du pédoncule. Dans l'axe de la fleur mâle, ils n'ont vu que peu ou même point de xylème centripète ou éléments de transfusion, tandis que dans le filament de l'étamine ils ont trouvé deux ou trois trachéides centripètes ainsi que du tissu de transfusion.

Les conclusions de Bernard[1] concordent, dans leur ensemble, avec celles de Worsdell, quoique, fort justement, il ne comprenne pas la raison pour laquelle cet auteur fait une distinction entre le « tissu de transfusion » et le « xylème centripète ». Bernard abandonne carrément toute idée de tissu de transfusion, et il homologue ce tissu au bois centripète tel qu'il existe dans les feuilles des *Cycadacées*. Quant à la nature des éléments composant ce tissu, il les assimile à des trachéides ou, selon Potonié, des hydroïdes, puisqu'elles servent à conduire l'eau. Bernard se demande si Worsdell s'est basé sur les épaississements pariétaux pour établir une distinction entre le bois centripète et le tissu de transfusion. Cela ne paraît guère possible, car les différents éléments du xylème peuvent avoir des ornements pariétaux divers sans cesser pour cela d'appartenir au xylème. En ce qui concerne le Ginkgo, Bernard ne le trouve pas l'exemple le plus démonstratif de bois centripète. Contrairement à Worsdell, il n'en a pas trouvé dans les pétioles, et il suppose que le savant anglais, et d'autres avec lui, ont été induits en erreur en prenant les fibres à l'intérieur du protoxylème pour des traces de bois centripète. D'accord avec v. Mohl, il affirme que le bois centripète n'apparaît qu'assez tard dans les limbes, puisqu'il n'en a pas encore trouvé à leur base. Le bois centripète fait parfois son apparition seulement au milieu de la feuille : le faisceau

[1] Bernard, Ch., 1904, loc. cit.

est alors constitué par du bois centrifuge et quelques éléments de bois centripète en relation avec le protoxylème. Les éléments du bois centripète qui sont accompagnés de fibres sont plus petits du côté du protoxylème et s'élargissent à mesure qu'ils s'éloignent. Ils présentent des épaississements un peu spiralés. En remontant la feuille, le bois centrifuge et les fibres diminuent et le bois centripète augmente : celui-ci montre toujours des spirales, Bernard y a même vu des ponctuations aréolées mal définies.

D'après Harold Lyon[1], les traces fasciculaires des premières feuilles de la plantule seraient mésarques. Hill et de Fraine[2] ont constaté la même chose pour le faisceau cotylédonaire du *Taxus* et du *Cephalotaxus*.

R. Chodat[3], dans une communication récente à la Société botanique de Genève, a avancé une nouvelle interprétation du faisceau mésarque chez un certain nombre de plantes fossiles. Il se base sur la nomenclature de Bertrand qui facilite grandement la lecture des sections de *Ptéridophytes*, pour constater combien la trace foliaire du *Lyginodendron* est différente de celle des *Cycadacées*. Le faisceau mésarque du *Lyginodendron* est un divergent du type filicéen; il est endarque, et les ailes du métaxylème sont recourbées en arrière comme celles de nombreux divergents annulaires chez les *Fougères*. Chez les *Cycadacées*, au contraire, le protoxylème est exarque et le développement du cordon ligneux est centripète. De ce fait, elles se rattachent aux *Ptéridophytes Lycopodinées* (*Lépidodendrées*, *Psilotacées*, *Sphénophyllum*, etc.). Le bois centrifuge y serait, d'après Chodat, du métaxylème détaché latéralement. Selon lui, on ne peut rapprocher le *Lyginodendron* des *Cycadacées*, premièrement à cause de leur anatomie et ensuite à cause de leurs semences qui seraient du type *Ginkgo*. Dans le *Medullosa*, par contre,

[1] Lyon, H. L., 1904. — [2] Hill, T. G. and de Fraine, E., 1906. — [3] Chodat, R., 1907 *b*.

la trace foliaire est cycadéenne et le bois centripète très développé. Le *Lyginodendron* (Lagenostoma) tend non pas vers les *Cycadacées* mais vers les *Ginkgoacées* et les *Taxacées*, tandis que *Medullosa* (Trigonocarpus) est une *Protocycadacée* peut-être sans aucune affinité filicéenne.

Je voudrais énoncer ici ma manière de voir sur la question du tissu de transfusion en général, et je discuterai en passant l'opinion des divers auteurs cités ci-dessus. Puisque le faisceau des cotylédons présente un tissu de transfusion particulièrement développé, je le prendrai comme l'exemple typique pouvant servir le mieux à démontrer mon interprétation.

Je suis d'accord avec Bernard lorsqu'il considère le « tissu de transfusion » et le « bois centripète » de Worsdell comme une seule et même formation ligneuse. En effet, je n'ai pu discerner entre eux aucune différence fondamentale ; leur structure est pareille et leur coloration semblable par les réactifs laisse supposer la même nature chimique. Le seul point que l'on puisse relever en faveur de leur différenciation, c'est la plus grande longueur et la moindre largeur des cellules du côté du protoxylème. Cependant, je me sépare de Bernard lorsqu'il cherche à homologuer le tissu de transfusion des *Conifères* en général avec le bois centripète des *Cycadacées*. Il est souvent hasardeux de se baser sur certaines ressemblances pour généraliser. « *Latet dolus in generalibus* ». Quelques points communs entre les *Cycadacées* et les *Ginkgoacées* ont poussé peut-être certains savants à supposer une parenté là où elle n'existe pas. Selon moi, on ne peut homologuer le faisceau du *Cycas* à celui du *Ginkgo*. L'assimilation du tissu de transfusion au bois centripète est une explication généalogique. Pour que je puisse admettre la similitude de ces deux tissus, il me faudrait avoir la certitude que les *Cycadales*, les *Ginkgoales* et les *Coniférales* sont un seul et même phylum. Or ce n'est pas le cas.

Je me range à l'opinion de Chodat quand il dit, à pro-

pos de la différence entre les *Lyginodendrons* et les *Cycadacées,* que les premiers ont un faisceau endarque avec des ailes de métaxylème recourbées en arrière, tandis que les secondes présentent un faisceau du type véritablement mésarque ayant un protoxylème exarque, un cordon ligneux centripète et des ailes de métaxylème centrifuge. Le développement du faisceau des *Cycadacées* est exactement opposé à celui du *Ginkgo.* Ce qui apparaît en premier lieu après le protoxylème dans le faisceau du *Cycas,*

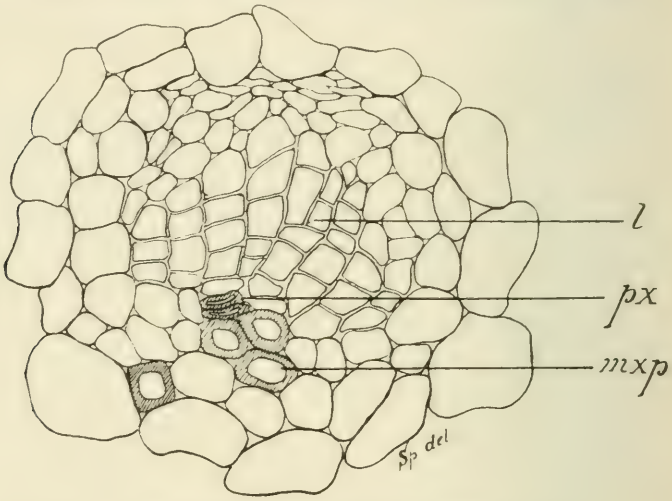


Fig. 34. — Faisceau d'une jeune feuille de Cycas revoluta
l.: liber ; px.: protoxylème ; mxp.: métaxylème centripète.

c'est le métaxylème centripète (fig. 34). Il se développe en une masse compacte dans laquelle on ne peut voir un divergent. C'est le métaxylème centrifuge qui présente bien plutôt un divergent. Dans le double faisceau cotylédonaire du *Ginkgo,* il se forme un protoxylème étendu dans le sens tangentiel, puis un bloc de métaxylème centrifuge formé de 20 à 30 cellules, dont les intérieures sont annelées ou réticulées et les extérieures sont des trachéides à ponctuations aréolées, voir les fig. 32 et 33. Durant le temps de la formation du métaxylème centrifuge, (du commencement à la fin de la saison) il se déve-

loppe sur les côtés extérieurs du double faisceau des ailes de tissu de transfusion métaxylème centripète) recourbées en arrière. Ces éléments sont, au commencement, plus ou moins isolés dans le parenchyme en dedans du faisceau, mais ils peuvent, dans la suite, être reliés entre eux par la formation de nouveaux éléments ligneux. Leur ornementation pariétale consiste en épaississements annelés ou réticulés et correspond aux épaississements des premières cellules du métaxylème centrifuge. Pour ma part, je n'ai jamais vu dans le tissu de transfusion des ponctuations aréolées, comme Bernard a cru en discerner. Immédiatement en dedans du protoxylème, dans le sens centripète, on rencontre souvent des fibres (voir fig. 32).

En résumé, le faisceau foliaire du *Cycas* est exactement l'inverse de celui du *Ginkgo*. Là nous avons un bloc de métaxylème centripète, ici un bloc de métaxylème centrifuge ; là nous avons un divergent de métaxylème centrifuge, ici un divergent de métaxylème centripète (mais partant seulement des côtés du faisceau).

Au point de vue topographique, on pourrait donner à ce tissu, comme le fait Bernard, le nom de bois centripète, mais je préfère pourtant le désigner sous le nom de « tissu de transfusion », premièrement pour ne pas avoir de confusion avec ce qu'on nomme ordinairement bois centripète chez les *Cycadacées*, avec lequel il n'a rien à faire, et ensuite parce que le terme de « tissu de transfusion » explique fort bien sa fonction physiologique.

Au sujet de cette fonction, je suis d'accord avec von Mohl quand il dit que le tissu de transfusion sert à répandre le suc et à le faire revenir au faisceau. En tout cas, cette interprétation me paraît appuyée par la disposition du tissu de transfusion du côté ventral des cotylédons, côté où se trouvent la plupart des stomates, qui, d'après mes observations, sont capables d'absorption. Je crois, comme Scheit, que le milieu ambiant joue un certain rôle dans la disposition et le caractère de ces cellu-

les : et puisqu'elles peuvent servir aussi bien à répandre le suc qu'à le faire revenir, il est clair que leur fonction est aussi en relation avec la transpiration.

En ce qui concerne le tissu de transfusion dans les autres organes du Ginkgo, je renvoie le lecteur aux chapitres traitant de l'anatomie de chaque organe en particulier. Je devrais traiter ici la feuille de la jeune plante, mais je préfère étudier la feuille dans son ensemble en un chapitre à part[1].

Anatomie de la racine primaire

Comme nous l'avons déjà vu à propos de l'anatomie des cotylédons, la différenciation des cordons ligneux commencée dans les cotylédons progresse avec le développement de l'embryon dans la direction du point végétatif de la racine. Tandis que dans les cotylédons il y a deux faisceaux (c'est-à-dire un faisceau dédoublé), dans l'hypocotyle les deux moitiés se confondent plus ou moins. Si l'embryon a deux cotylédons la racine sera diarque, si elle en a trois elle sera triarque, et ainsi de suite, comme Van Tieghem[2] l'avait déjà indiqué en 1870, et Dangeard[3] et Lyon[4] beaucoup plus tard. La fig. 35 représente un schéma d'une section longitudinale d'une jeune

[1] Ce travail était déjà rédigé lorsqu'en septembre 1907 les *Beihefte* ont publié les dernières observations de *Ch. Bernard* en ce moment à Java. Il répond à une lettre de *Bertrand* qui considère le tissu de transfusion comme un tissu tardif. Il reconnaît que le pétiole du Ginkgo contrairement à son assertion antérieure possède un tissu de transfusion au moins dans les feuilles des exemplaires cultivés à Genève ; il n'en avait point vu dans les coupes faites sur des arbres de Leyde ; ce fait ne m'étonne pas puisque ce tissu est peu constant et très probablement dû à l'influence du milieu.

S'il est facile à Bernard de réfuter certaines des critiques de Bertrand, je trouve pourtant qu'il a tort d'homologuer complètement le bois centripète des Cycadacées au tissu de transfusion des Conifères pour des raisons que j'ai indiquées plus haut.

[2] Van Tieghem, Ph., 1870. — [3] Dangeard, 1889. — [4] Lyon, H. L., 1904, loc. cit.

racine principale, qui est assez âgée pour n'avoir plus de poils absorbants. Quelques couches de cellules à la surface sont subérifiées, protégeant ainsi le point végétatif que j'ai décrit plus haut. La couche la plus interne de ces

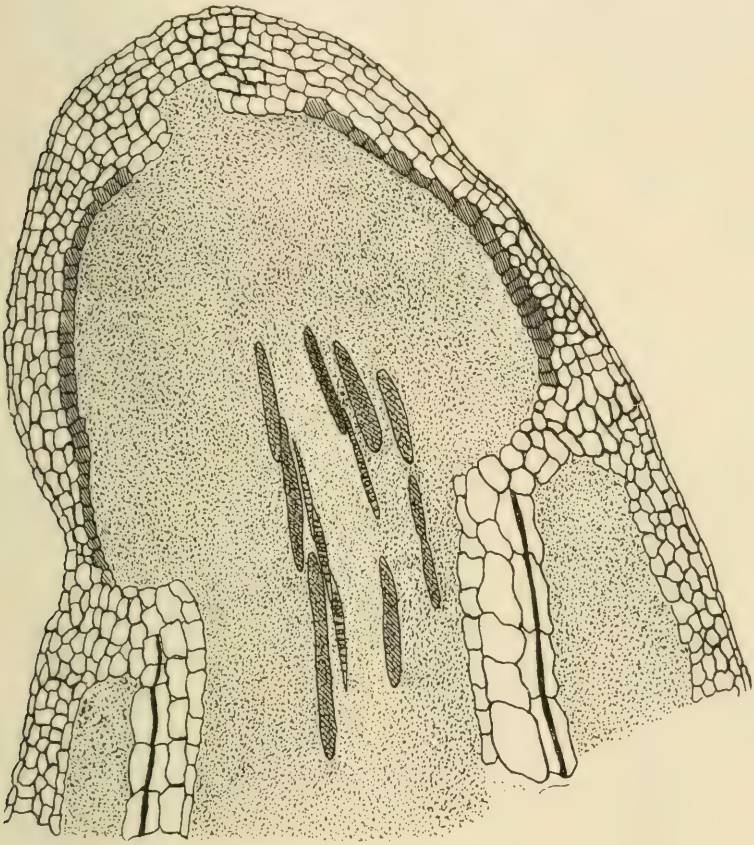


Fig. 35. — Schéma d'une sect. longit. dans une jeune racine.

cellules protectrices contient du tannin. Au sommet, les cellules parenchymateuses forment encore un coin dans le tissu subérifié. Les cellules en dedans du suber sont gorgées d'amidon. A une certaine distance au-dessous du sommet, on peut distinguer nettement l'endoderme à son contenu et, en dehors de lui, les cellules à épaissis-

sements. Là où les épaississements commencent, on remarque une bande transversale de cellules mortes, subérifiées, qui relient le suber de la surface à l'endoderme et étranglent ainsi le sommet parenchymateux de la racine (fig. 36). Plus tard, quand l'écorce primaire s'exfoliera, l'exfoliation suivra cette bande subérifiée et

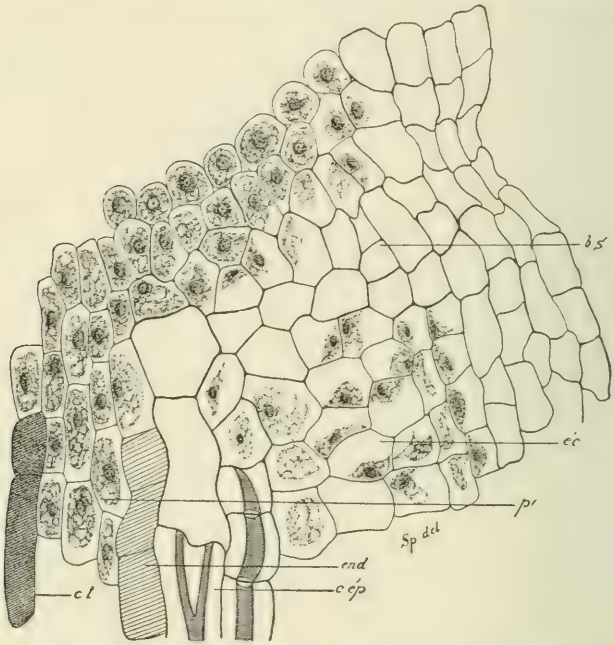


Fig. 36. — Fragment d'une sect. longit. d'une racine primaire qui montre l'étranglement au sommet de la racine.
bs. : bande subérifiée; éc. : écorce; end.: endoderme; c. ép. : cellules à épaississements ; c. t. : cellules à tannin ; p. c. : péricycle.

laissera subsister le sommet qui aura un plus grand diamètre que le reste. Lorsque au printemps le sommet s'allongera, la jeune pousse, d'une couleur plus claire que le reste, sera beaucoup plus large que les vieilles racines et prendra une forme de massue (fig. 37). Ce dernier fait a été observé aussi par Srasburger[1]. Avec l'exfoliation de l'écorce des nouvelles pousses, l'épaisseur diminuera.

[1] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit.

Les cellules de l'écorce en dehors de l'endoderme se signalent par un grand appauvrissement, qui est compréhensible puisque les sucs ne peuvent y affluer que difficilement. Chez les jeunes racines où l'écorce primaire a subsisté, on trouve parfois dans les cellules de l'écorce des Mycorhizes (fig. 38). Les éléments du protoxylème commencent à 0,7 mm au-dessous de l' « apex » et sont accompagnés par les sacs à tannin que j'ai déjà signalés.

Fig. 37. Sommet d'une jeune racine.

En examinant une section faite immédiatement au-dessous du point végétatif, nous voyons une écorce à nombreuses couches de cellules parenchymateuses. La couche la plus externe possède, chez les tout à fait jeunes racines et à quelque distance du point végétatif, beaucoup de poils absorbants (fig. 39). L'écorce est limitée vers l'intérieur par l'endoderme, c'est-à-dire cette couche qui présente sur ses parois radiales les subérifications bien connues sous le nom de « points de Caspary » (fig. 40). Le plus souvent l'avant-dernière assise corticale, ou parfois la troisième, possède sur ses parois radiales des épaississements qui donnent avec la phloroglucine une belle couleur rouge-cerise, comme l'avait déjà remarqué Van Tieghem[1].

Fig. 38. — Cellules de l'écorce d'une jeune racine avec des champignons g. 290.

L'endoderme renferme un cylindre central ovale si la racine est diarque, triangulaire si elle est triarque ; le péricycle présente plusieurs couches ; aux deux extrémités du cylindre central on trouve, chez la racine diarque, deux cordons ligneux primaires. En alternance avec les cordons ligneux, nous avons deux

[1] Van Tieghem, Ph., 1887.

cordons libériens dont les tubes criblés ne se distinguent du parenchyme qui les entoure que par la largeur plus grande de leurs cellules. Dans les cordons ligneux, les trachées du protoxylème tournées du côté du péricycle sont arrangées en lignées tangentielles, et le métaxylème n'est pas développé au commencement en proportion dans le sens tangentiel, c'est pourquoi le cordon ligneux de la racine primaire présente une forme conique disposée comme le cordon ligneux de la tige, c'est-à-dire tournant sa pointe vers la moelle : seulement, dans la racine, cette pointe est formée par du métaxylème, tandis que dans la tige elle est

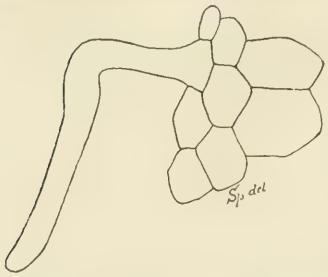


Fig. 39. — Poil absorbant. gr. 200.

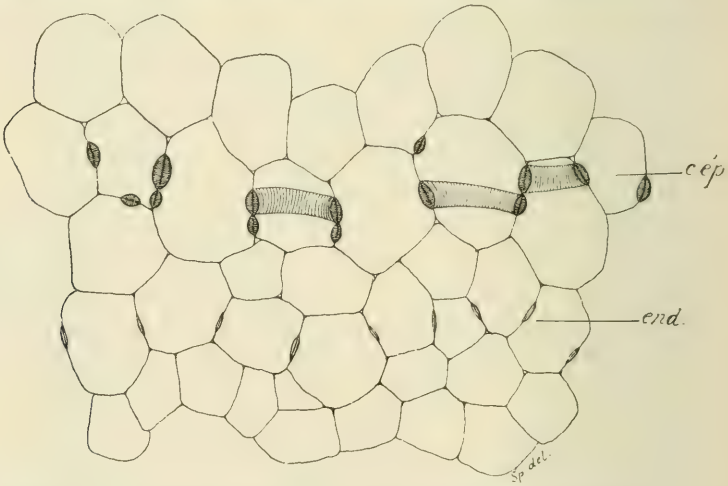


Fig. 40. — Endoderme dans une racine primaire. c. ép. : cellules à épaississements. end. : endoderme. gr. 300.

formée par du protoxylème (fig. 41). Il y a passablement de variété dans la disposition et la structure du cylindre central de la racine du *Ginkgo* ; on peut le remarquer mieux à un niveau plus élevé qu'indique la fig. 41. Van

Tieghem[1] dit que « la racine terminale produit après l'achèvement des faisceaux vasculaires centripètes, et avant l'entrée en cloisonnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse, un second bois primaire tout aussi bien caractérisé que chez les *Dicotylédonées* ». Je n'ai pas pu constater un métaxylème centrifuge aussi net, mais je ne

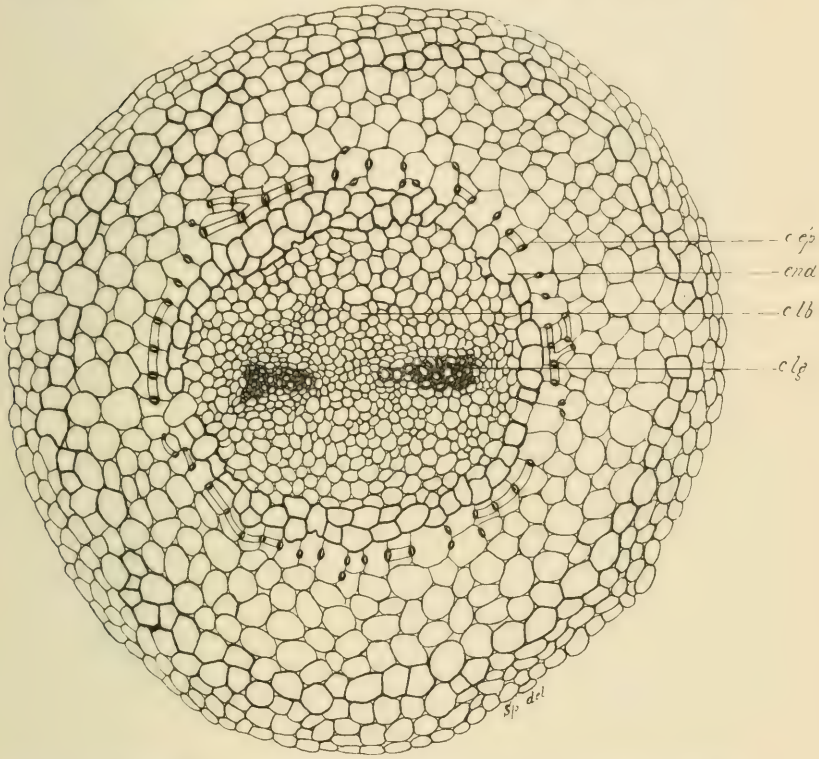


Fig. 41. — Sect. transv. d'une jeune racine. c. ép. : cellules corticales à épaississements ; end. : endoderme ; c. lb. : cordon libérien ; c. lg. : cordon ligneux.

mets pas en doute sa possibilité. Il se forme un métaxylème centripète composé de tracheides à ponctuations aréolées. Ce métaxylème s'avance vers le centre, et là, les deux ou trois faisceaux primaires peuvent se rejoindre.

[1] Van Tieghem, Ph. (1887).

Cependant, cela n'a pas toujours lieu. Plus haut dans la racine et à son collet, nous rencontrons une grande diversité de structure : Lyon[1] pense qu'on peut expliquer les différents types comme des modifications du plan général, qu'il illustre par un diagramme.

Fig. 42. — Schéma d'une sect. trans. dans une racine primaire au-dessous du collet.

Les deux faisceaux primaires représentés par la fig. 41 se bifurquent plus haut en s'ouvrant vers l'extérieur. En même temps apparaissent sur les flancs du cylindre central d'autres groupes de xylème, d'abord d'un côté, puis de l'autre (fig. 42), ce qui a fait dire à Van Tieghem[2] que « la racine terminale du *Ginkgo biloba* a dans son cylindre central six faisceaux ligneux en un rectangle allongé autour d'une moelle ». Nous voyons que ce n'est exact que pour une certaine région en-dessous du collet. Plus haut, nous avons même quatre faisceaux outre les quatre des cotylédons (fig. 43), puisqu'il en apparaît deux autres au milieu, dans le sens du grand axe du cylindre central. Les faisceaux des cotylédons initient un mouvement autour d'un axe. Les deux groupes apparus en dernier lieu se séparent chacun en deux (fig. 44), de sorte que nous avons maintenant, en

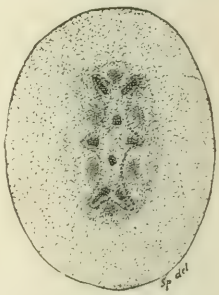


Fig. 43. — Idem, un peu plus haut que fig. 42.

[1] Lyon, H. L., 1904, loc. cit. — [2] Van Tieghem, Ph. et Douliot, H., 1888.

plus des quatre faisceaux cotylédonaires six groupes d'éléments ligneux, plus ou moins riches, dans le cylindre central (fig. 45). D'après Harold Lyon, la torsion continue jusque dans les cotylédons, et c'est seulement là que le protoxylème finit par se trouver à l'intérieur du métaxylème. J'ai pu vérifier cela, mais il est difficile de se rendre compte de la marche exacte de ce mouvement, car, au collet, les faisceaux se mélangent parfois à un tel point qu'il est impossible de reconnaître les différents groupes. J'ai pu suivre le parcours des six faisceaux le long du collet jusque dans la tigelle, mais sans avoir pu constater une délimitation exacte du protoxylème et du métaxylème : il arrive que le premier fait défaut ou est mélangé au second.

Fig. 44. — Idem, un peu plus haut que fig. 43.

La formation des radicelles chez les Conifères en général a été étudiée par Strasburger[1] et dans une magistrale étude par Van Tieghem et Douliot[2]. On sait maintenant que les ramifications de la racine sont endogènes, c'est-à-dire qu'elles naissent sous le péricycle. Van Tieghem dit à propos du *Ginkgo :* « Les radicelles se forment vis-à-vis des faisceaux ligneux en six rangées dont quatre sont rapprochées deux par deux. Les initiales des trois régions procèdent exclusivement du cloisonnement de l'assise péricyclique externe. Dans les radicelles primaires, le cylindre central est binaire et le péricycle n'a que trois assises en

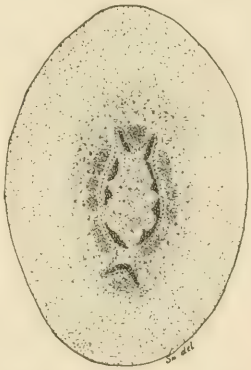


Fig. 45. — Idem, un peu plus haut que fig. 44.

[1] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit. — [2] Van Tieghem, Ph. et Douliot, H 1888, loc. cit.

face des faisceaux ligneux en quatre séries par conséquent, et c'est encore l'assise péricyclique externe qui découpe les initiales de leurs trois régions. Primaire ou secondaire, la jeune radicelle est enveloppée par une poche digestive simple issue de l'endoderme de la racine mère qui l'accompagne jusqu'à la sortie et qui attaque d'abord le réseau sus-endodermique, puis tout le reste de l'écorce. »

J'ai suivi pas à pas la formation des radicelles qui se fait dans une direction acropète. Dans la région la plus rapprochée au-dessous du collet, il peut y avoir six rangées de radicelles, mais plus bas il n'y a généralement que deux rangées sur la racine principale, d'après ce que j'ai pu voir elles correspondent aux deux faisceaux ligneux. Les radicelles naissent dans le péricycle juste en face des cordons ligneux et l'endoderme ne possède pas ici le suc jaune qui caractérise ailleurs ses cellules, mais il contient un protoplasma nettement granuleux. J'ai trouvé plusieurs fois chez des racines secondaires le cas signalé par Van Tieghem et Douliot, où les radicelles sont formées sur les côtés du faisceau. Les cellules les plus extérieures du péricycle se divisent d'abord tangentiellement, puis les couches plus à l'intérieur suivent bientôt le mouvement. Le tout forme une petite prolifération du cylindre central, les épaississements sus-épidermiques finissent par se dissoudre en face de cette prolifération (fig. 46 a). Les divisions tangentielles dans la radicelle naissante se continuent, mais il en intervient aussi de radiales, le corps s'agrandit et sur son passage à travers l'écorce celle-ci

Fig. 46 *a*. — Formation d'une radicelle.

est désorganisée et dissoute. L'endoderme fonctionne comme poche digestive. Avec la meilleure volonté du monde je n'ai pas pu reconnaître les initiales des trois régions classiques. Dans la fig. 46b on peut suivre la continuation des cellules péricycliques de la racine mère dans les cellules de la radicelle. L'endoderme, qui présente dans la racine principale des parois se colorant en

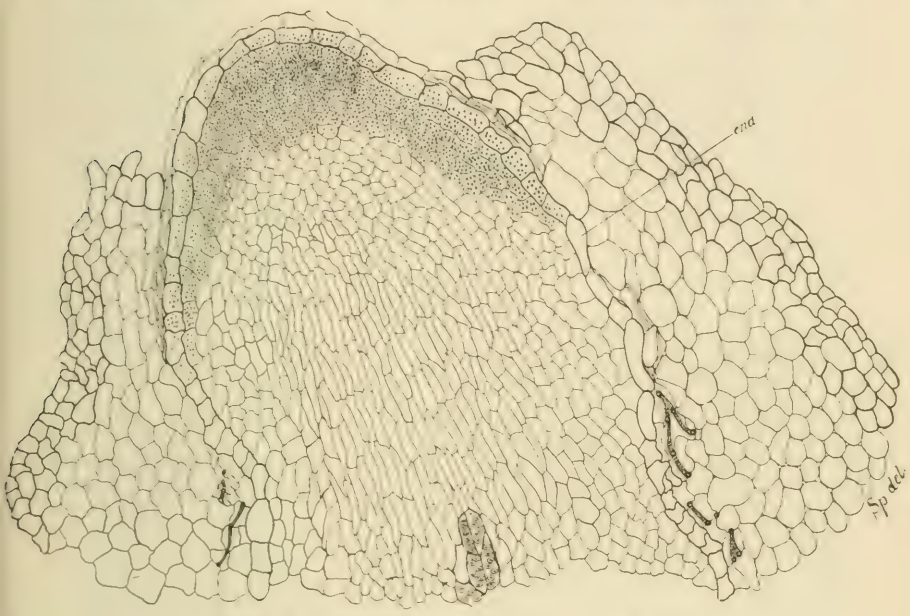


Fig. 46 *b*. — Sortie d'une radicelle ; end. : endoderme.

jaune avec le réactif genevois, constitue la couche la plus extérieure de la radicelle, mais ici il est complètement cellulosique et ne possède donc pas de points de Caspary : sa fonction est probablement celle d'une poche digestive comme Van Tieghem l'a indiqué.

Les couches immédiatement au-dessous de l'endoderme sont gorgées d'amidon et formeront la coiffe de la radicelle, ensuite vient le méristème du périblème et du plérome qui fonctionnera comme nous l'avons vu à propos de la racine principale.

Au sujet de l'origine des radicelles du *Ginkgo*, je suis donc d'accord plutôt avec Strasburger qu'avec Van Tieghem et Douliot, bien que le travail des auteurs français soit fait pour séduire.

Fig. 47. — Schéma d'une sect. transv. dans la tigelle.

Les racines adventives possèdent un nombre variable de cordons ligneux ; celles que j'ai coupées en avaient presque toutes trois.

Anatomie de la Tige primaire

Nous avons vu dans le collet six cordons ligneux plus ou moins grands dans le cylindre central. Nous les rencontrons également dans la tige primaire immédiatement au-dessus du collet (fig. 47). C'est le stade qui suit celui de la fig. 45. Outre la disposition des faisceaux, la présence des poches sécrétrices nous prouve que nous avons affaire à la tigelle, puisqu'il n'y a jamais de poches sécrétrices dans la racine, la sécrétion paraît donc être en rapport avec l'élaboration des sucs. Les faisceaux cotylédonaires ne sortent pas au même niveau. Sur notre fig. 47, l'un est coupé obliquement tandis que l'autre l'est transversalement. La fig. 48 est une section transversale d'une tigelle. L'un des cotylédons s'est presque séparé tandis que l'autre fait toujours partie de la tigelle et son double faisceau appartient encore au cylindre central dans lequel on peut distinguer les six cordons de feuilles venus de la racine, plus un septième à l'intérieur de la trace cotylédonaire qui fait encore partie du cylindre central.

Fig. 48. — Section schématisée d'une tigelle à l'endroit de la séparat. d'un des cotylédons.

Quatre de ces cordons présentent un dédoublement. L'assise génératrice qui était déjà formée dans la radicule est contiguë aussi à cet endroit et développera vers l'intérieur des trachéides et vers l'extérieur du liber. Mais pour le moment il n'y a pas encore de structure secondaire. On remarquera dans cette figure, à l'aisselle d'un cotylédon, une formation semblable à un point végétatif protégée par deux mamelons. La fig. 49 (fort grossissement de la fig. 48) la met en évidence.

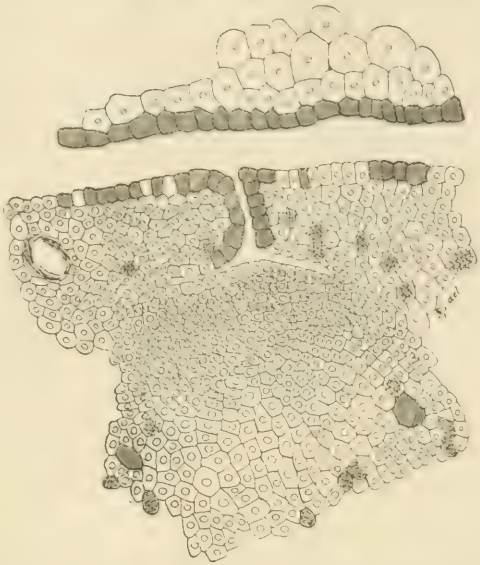


Fig. 49. — Sect. transv. d'un bourgeon rudimentaire à l'aisselle d'un cotylédon. gr. 115.

C'est un bourgeon rudimentaire qui se forme à l'aisselle des cotylédons. Je les ai trouvés aussi chez d'autres plantules et on rencontre la même formation à l'aisselle des écailles. C'est ici le premier endroit où l'on voit sur la plantule des cristaux d'oxalate de Ca. Harold Lyon dit que les quatre faisceaux de protoxylème secondaire adjacents à ceux des traces des cotylédons apportent à ces derniers de petits groupes d'éléments qui se rejoignent immédiatement avant leur passage dans les cotylédons.

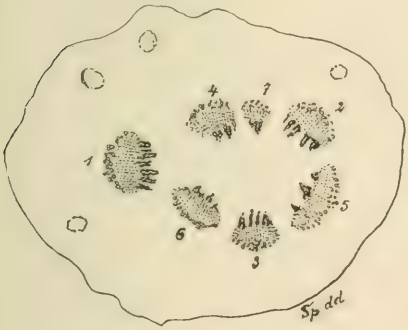


Fig. 50. — Sect. trans. au sommet d'une plantule.

J'ai pu constater parfois la même chose, mais cependant pas toujours. Ces éléments sont probablement destinés au bourgeon rudimentaire qui n'a pas été signalé jusqu'à présent. La fig. 50 est une section pratiquée au sommet d'une plantule, elle montre bien les traces des feuilles qui forment la couronne. On peut y compter sept traces nettement définies. La phyllotaxie serait, comme je l'ai déjà dit pour le bourgeon terminal, entre les types 3/8 et 5/13 et la spirale va dans les deux cas de gauche à droite.

Les cellules corticales se multiplient par anticlines et périclines, et dans ce parenchyme on rencontre des poches sécrétrices et des cellules à tannin et à cristaux. Les cellules à tannin sont nombreuses surtout au-dessous de l'épiderme et en dehors du protophloème. Le liber est beaucoup plus considérable dans la tigelle que dans la radicule.

Chapitre III

LA FEUILLE

Les écailles. Les parties protectrices du bourgeon sont constituées par des écailles qui, à l'état jeune, sont courtes et très charnues. C'est à peine si leur sommet présente

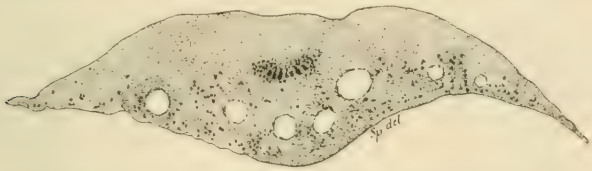


Fig. 51. — Sect. transv. schématisée d'une écaille. gr. 12.

au mois d'août une partie subérifiée. L'anatomie montre un parenchyme à grosses cellules, dont un grand nombre

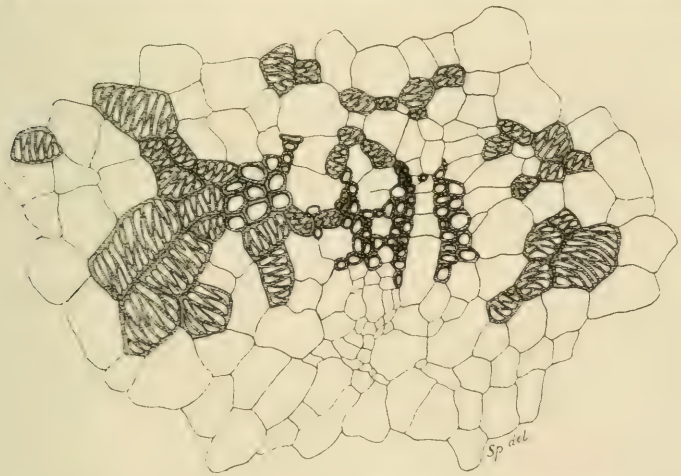


Fig. 52. — Section transv. d'un demi-faisceau d'une écaille.

sur le côté dorsal sont des cellules à tannin (fig. 51). De ce côté se trouvent également de grandes poches sécré-

trices, qui montrent très nettement une désorganisation cellulaire beaucoup plus marquée que celle des poches sécrétrices dans les feuilles normales. Le double faisceau est situé du côté interne (ventral). Il est constitué presque exclusivement par du tissu de transfusion (fig. 52). Les stomates se trouvent ici des deux côtés de l'écaille comme chez les cotylédons. La subérification gagne de plus en plus du côté dorsal. Comme Seward et Gowan[1] l'indiquent, il se forme un phellogène (fig. 53). Mais ce phellogène ne se forme pas sur toute la largeur de la feuille ; l'épaisseur de la marge de l'écaille est constituée seulement par un petit nombre de couches cellulaires dont la plupart des cellules possèdent des épaississements réticulés ou des cristaux d'oxalate de Ca (fig. 54). Dans les écailles les plus extérieures, la subérification descend presque jusqu'à la base tandis que la partie verte augmente dans les pièces situées plus à l'intérieur. Dans un bourgeon on compte une quinzaine d'écailles dont les sept extérieures sont plus ou moins subérifiées (fig. 55). Les sept intérieures sont entièrement vertes, très riches en poches sécrétrices, cellules à tannin et cellules oxalifères. Elles sont pourvues de poils pluricellulaires assez longs (fig. 56 et voir fig. 165). Ceux-ci

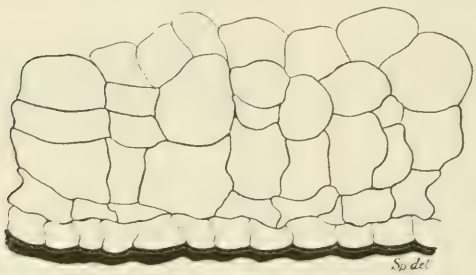


Fig. 53. — Sect. transv. du suber dans une écaille.

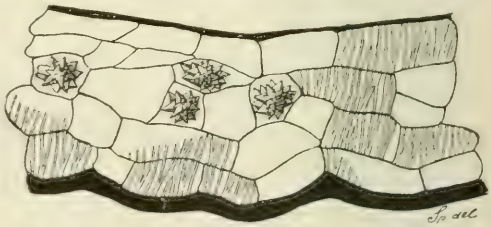


Fig. 54. — Sect. transv. au bord d'une écaille.

[1] Seward et Gowan. 1900. loc. cit.

sont surtout abondants au sommet des écailles, ils sont cylindriques et naissent d'une seule cellule épidermique. Les cellules qui les constituent sont inégales de longueur et d'épaisseur ce qui facilite la courbure des poils dans tous les sens. On les trouve souvent enchevêtrés au sommet des écailles intérieures où ils rappellent les poils des écailles du *Cycas*. La fig. 56 montre un poil qui est même ramifié. On peut homologuer les écailles aux pétioles des feuilles normales et aux aiguilles des Conifères en général. Les plus internes, celles qui précèdent immédiatement les vraies feuilles, sont moins étalées et présentent à leur sommet un rudiment de limbe (fig. 57). Fankhauser[1] a trouvé des écailles dont le faisceau était simple et d'autres où il manquait complètement. Je ne puis confirmer cela, car j'ai toujours constaté la présence d'un double faisceau. Bertrand[2], lui aussi, avance que l'écaille est une feuille modifiée sans faisceau. Il est vrai que dans les écailles subérifiées on ne le voit guère autre part qu'à la base.

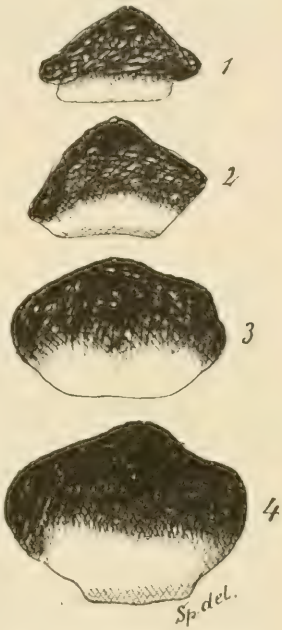


Fig. 55. — Quatre écailles extérieures.

Dans les bourgeons terminaux des rameaux longs comme des rameaux courts, les écailles sont placées en forme de spirale allant le plus souvent de gauche à droite, et l'angle de divergence entre deux feuilles consécutives sur la spire génératrice est de 5/13 de circonférence, mais il devient 3/8 ou même 2/5 entre les feuilles normales de l'axe qui s'allonge.

La phyllotaxie des écailles dans les bourgeons axillaires est différente. Là, nous avons plusieurs paires

[1] Fankhauser, J., 1882, loc. cit. — [2] Bertrand, C. A., 1875.

d'écailles décussatives. Ce fait a donné lieu à une interprétation ingénieuse de la fleur femelle par WETTSTEIN[1] qui a homologué cette dernière à la première paire d'écailles sur le bourgeon axillaire.

Les feuilles normales. FANKHAUSER[2] a publié en 1882 une étude très consciencieuse du développement de la feuille. La fig. 58 représente le point végétatif d'un bourgeon foliaire avec six primordes. Le point végétatif est assez aplati et les feuilles naissent comme de petits mamelons, fait que nous avons déjà constaté à propos de la plantule. Le jeune mamelon foliaire présente bientôt une petite dépression au sommet (fig. 59 a). Cette dépression traverse le mamelon d'un bord à l'autre, si la feuille doit devenir nettement bilobée. Si cela ne doit pas être le cas, l'incision ne se formera que du côté ventral (fig. 59 b). Au moment où la dépression se produit, il se dessine à l'apex tronqué en forme de plateau un enroulement, suite d'un développement dans le sens longitudinal et transversal. La jeune feuille se couche plus ou moins sur le point végétatif, car l'allongement du côté dorsal est plus considérable que du côté ventral, ce qui est bien visible dans une section longitudinale faite au sommet de la tige (fig. 60). On peut déjà à ce stade constater si la feuille sera bilobée ou non.

Fig. 56. — Poils d'écaille à l'intérieur du bourgeon. gr. 120.

[1] Wettstein, R. v., 1899. — [2] Fankhauser, J., 1882, loc. cit.

La fig. 59 c montre un primordium qui deviendra une feuille bilobée, car elle a une dépression sur le côté dorsal. Lorsque la feuille doit devenir tétralobée, chaque lobe a une dépression au milieu (fig. 59 d). La croissance de la feuille est marginale au début, mais bientôt intervient une croissance intercalaire. La fig. 61 montre une section longitudinale d'un lobe de jeune feuille. Elle est très instructive, car elle montre premièrement la croissance marginale et la division de l'épiderme par périclines et anticlines ; puis elle indique la multiplication intercalaire, et comme foyer de cette multiplication figurent les méristèmes fasciculaires. Nous y voyons l'ébauche d'une nervure dichotomique, et les divisions cellulaires se produisent surtout dans cette région. Fankhauser se range à l'opinion de Prantl et croit que les nervures terminales jouent pendant le développement de la feuille le rôle d'un point végétatif. La nervation de la feuille est dès le commencement nettement dichotomique. Il n'y a jamais indication d'une division monopodiale. La division dichotomique est très caractéristique pour le *Ginkgo* et rappelle certaines Fougères non seulement par la forme extérieure, mais aussi par le développement, par exemple *Adiantium capillum veneris* et *Botrychium* et serait d'après nombre de botanistes un indice de la haute anti-

Fig. 57. — Limbe développé au sommet d'une écaille.

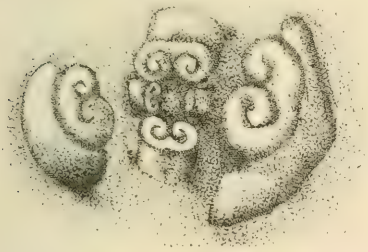


Fig. 58 — Point végétatif avec des manchons foliaires vu d'en haut.

quité et du caractère inférieur du Ginkgo. La nervure médiane rudimentaire de la feuille du Ginkgo indiquée par Zuccarini[1], qui, selon lui, devrait être la cause de sa forme bilobée, est un mythe. Baillon[2], lui aussi, dans son traité de botanique médicale, donne une feuille de Ginkgo pourvue d'une nervure médiane et de nervures latérales. Ceci ne correspond pas à la nature. Entre les méristèmes fasciculaires il y a des groupes de méristèmes dont j'ai parlé

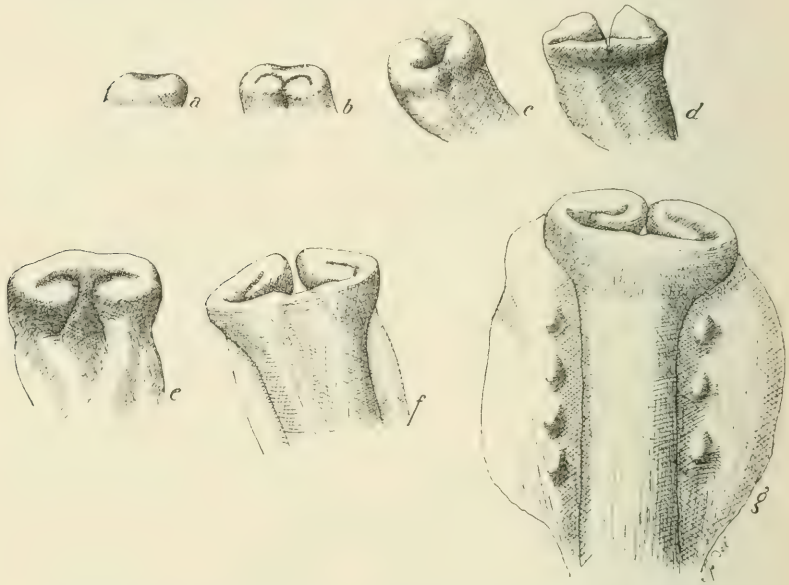


Fig. 59. — Mamelons foliaires à différents stades de développement.

à propos de l'origine des poches sécrétrices. Ils apparaissent de très bonne heure en même temps que les faisceaux libéro-ligneux. Il va sans dire que ces méristèmes ne donnent lieu à des divisions cellulaires qu'au commencement, celles-ci font bientôt place à une désorganisation en vue de l'accumulation des produits de la désassimilation. La fig. 62 est une section transversale d'une jeune feuille avec deux faisceaux dont celui de

[1] Zuccarini, J. G., 1840, loc. cit. — [2] Baillon, H., 1884.

droite présente le commencement d'une bifurcation. Le protoxylème est déjà formé, ainsi qu'une grande quantité de liber.

Le tissu libérien est toujours très développé dans les jeunes cordons ligneux (fig. 63). Cette figure représente la moitié d'un double faisceau pétiolaire. Le protoxylème

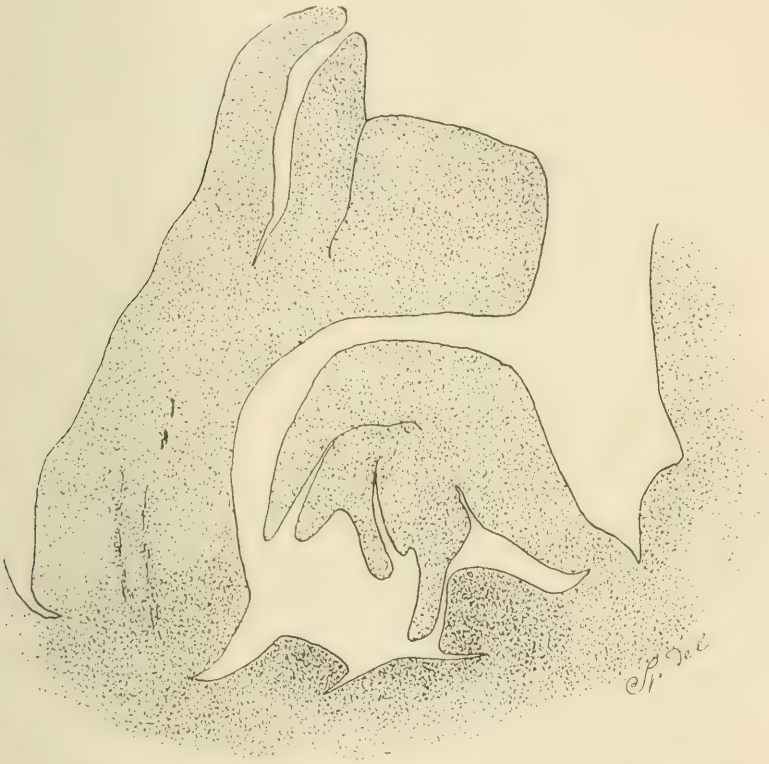


Fig. 60. — Schéma d'une section longitudinale au sommet de la tige.

est à peine constitué. Le phloème est abondant, les cellules les plus extérieures de celui-ci sont déjà presque vidées et vers l'extérieur le faisceau est limité par des cellules à tannin. Le mésophylle ne présente pas de différenciation appréciable (v. fig. 62) et la cuticule est développée des deux côtés également. La croissance lon-

gitudinale se fait surtout dans le pétiole (v. fig. 59 g.) Une fois le bourgeon ouvert le pétiole s'allonge beaucoup et le limbe se déroule. La forme et les dimensions

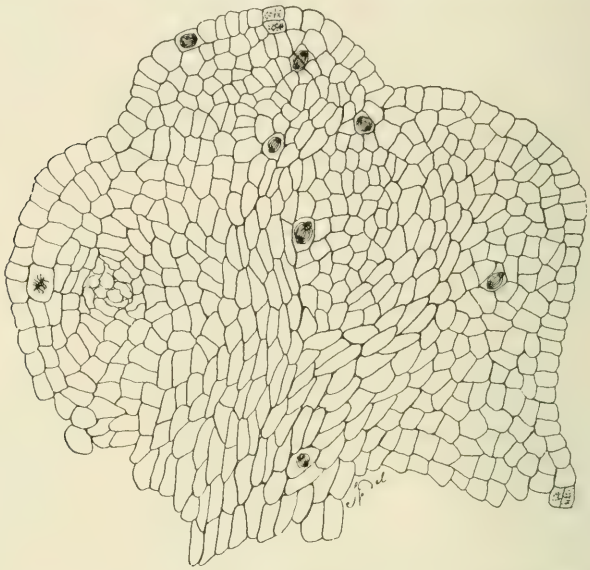


Fig. 61. — Sect. longit. au sommet d'une jeune feuille, gr. 225.

des feuilles d'un même arbre peuvent varier beaucoup. Les pétioles atteignent une longueur approximative de 4 à 10 cm, les limbes une longueur de 3 à 8 et une largeur de 4 à 12 cm. Généralement les feuilles des rameaux courts ne présentent pas les deux lobes, mais une marge très irrégulière due à une croissance inégale dans la région des nervures. (fig. 122). Les rameaux longs possèdent

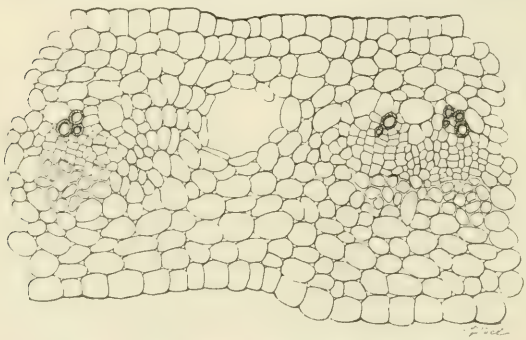


Fig. 62. — Sect. transv. d'une jeune feuille gr. 200.

des feuilles en forme d'éventail tétraédrique, d'autres nettement bilobées ou profondément bilobées comme on les trouve chez les plantules (fig. 64) et même des feuilles tétralobées (fig. 65). Nous avons vu à quoi sont dues ces scissions ; peut-être la dichotomisation y joue-t-elle aussi un rôle. La terminaison des nervures étant un centre de

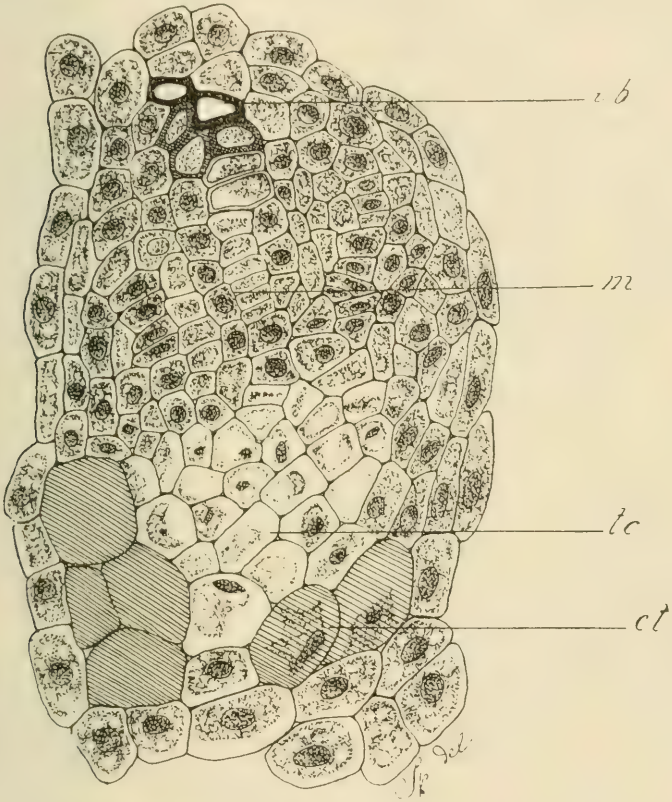


Fig. 63. – Sect. transversale d'un jeune cordon libéro-ligneux.
ib. : initiales du bois ; m. : méristème ; tc. : tubes criblés ; ct. : cellules à tannin.

croissance, le développement de ce centre aux dépens des parties qui se trouvent entre les nervures entraînera tout naturellement d'un côté la formation de lobes et de l'autre un arrêt de développement dans les interstices (fig. 66).

Fig. 64. — Rameau court qui s'est développé en rameau long.

A propos de la famille bilobée du Ginkgo, Goethe se demande dans une charmante poésie qu'on trouvera au volume II de son « Œuvre complète », p. 248 :

Ist es ein lebendig Wesen
Das sich in sich selbst getrennt ?
Sind es zwei, die sich erlesen,
Dass man sie als Eines kennt ?

Moquin-Tandon [1], Masters [2] et Penzig [3] parlent de ces variantes foliaires profondément lobées comme étant des

Fig. 65. — Feuilles tétra-et pentalobées.

monstruosités ou des cas tératologiques. Ce ne sont certainement pas des monstruosités, mais plutôt des formes de jeunesse. Nous les avons constatées chez la plantule à partir de la 3e feuille, et elle se produisent aussi sur les pousses longues d'une année. Elles jettent peut-être certaines clartés sur le feuillage des *Ginkgoales* dans les

[1] Moquin-Tandon, A., 1841. — [2] Masters, M. T., 1869. — [3] Penzig, O., 1894.

temps passés et on leur attribue quelque importance depuis que l'on a trouvé des feuilles semblables dans les périodes géologiques. Beaucoup d'auteurs ont attiré l'attention sur la ressemblance de ces feuilles avec celles trouvées dans certains gisements mésozoïques : cependant on ne peut pas toujours affirmer avec certitude que l'on ait affaire à des feuilles de *Ginkgo,* car il y a des *Cryptogames* vasculaires, notamment des *Fougères* dont les feuilles sont très semblables. Pourtant l'incision plus ou moins profonde, la dichotomie des nervures sans anastomoses et la forme symétrique par rapport au pétiole les distinguent des feuilles filicéennes qui lui ressemblent, par exemple celles de *Botrychium, Adiantum, Trichomanes reniforme Forst, Lindsaya reniformis, Pterogonium reniforme, Mart.* telles qu'on peut les voir représentées dans les « Natürliche Pflanzenfamilien » de Engler et Prantl[1], famille des *Polypodiacées*, p. 256.

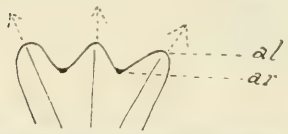


Fig. 66. — Schéma du développement d'une feuille. al. : zone de l'allongement ; ar. : zone de l'arrêt.

La feuille allonge son pétiole suivant son besoin de lumière et plus le pétiole est long, moins le limbe est large. Hofmeister[2] a constaté que la moitié de la feuille tournée vers le zénith est plus privilégiée que l'autre et devient plus large.

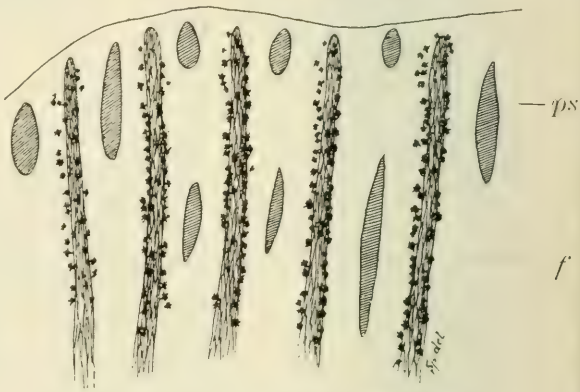


Fig. 67. — Sommet d'une feuille vue de face. ps. : poches sécrétrices : f. : faisceaux.

[1] Diels, L. Polypodiaceæ dans Engler et Prantl, 1898. — [2] Hofmeister, W., 1868.

Il y a une petite différence entre le feuillage des pieds mâles et celui des arbres femelles. Premièrement la chute des feuilles sur la plante mâle se produit presque un mois plus tôt que sur la plante femelle. Puis d'après HENRY[1] on trouverait sur les mâles des feuilles plus fréquemment et plus profondément lobées et des rameaux courts plus longs que sur l'arbre femelle, mais je n'ai pas pu constater cela.

Un double faisceau pénètre dans le pétiole. Au sommet de celui-ci chaque moitié de ce faisceau se divise.

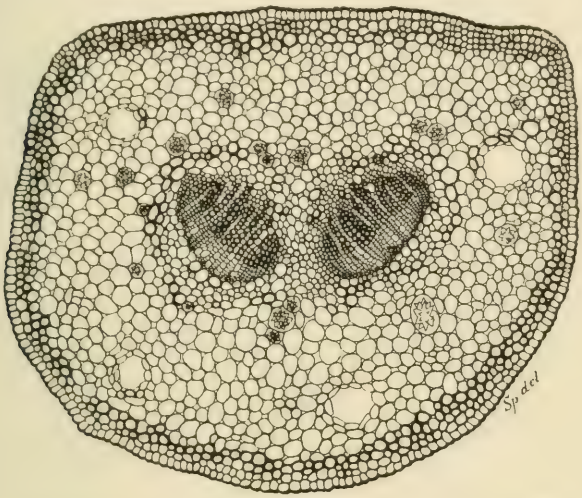


Fig. 68. — Section transv. d'un pétiole à sa base. gr. 44.

Les parties extérieures suivent le bord extérieur de la feuille et se dichotomisent encore plusieurs fois. Les parties internes parcourent parallèlement le milieu de la feuille et entre elles se produira l'incision. Elles se bifurquent aussi plusieurs fois et au milieu de chaque lobe leurs bifurcations se rencontrent avec celles de la nervure marginale. Si la feuille a quatre lobes, les sinus latéraux se trouveront précisément à ce point de rencon-

[1] Henry dans Mottet, S., 1902.

tre (v. fig. 65). Les nervures marginales comme les internes se birfurquent quatre à six fois, elles ont toutes une valeur égale et arrivent jusque tout près de la marge. D'après Thomas [1] les *Conifères* ont en général la tendance à diviser leurs faisceaux foliaires, et c'est chez le *Ginkgo* que cette division se réalise le mieux à cause du grand développement de son limbe.

La fig. 67 représente une partie de la marge d'une feuille décolorée par l'alcool et éclaircie dans du chloral. Les nervures sont accompagnées de beaucoup de macles

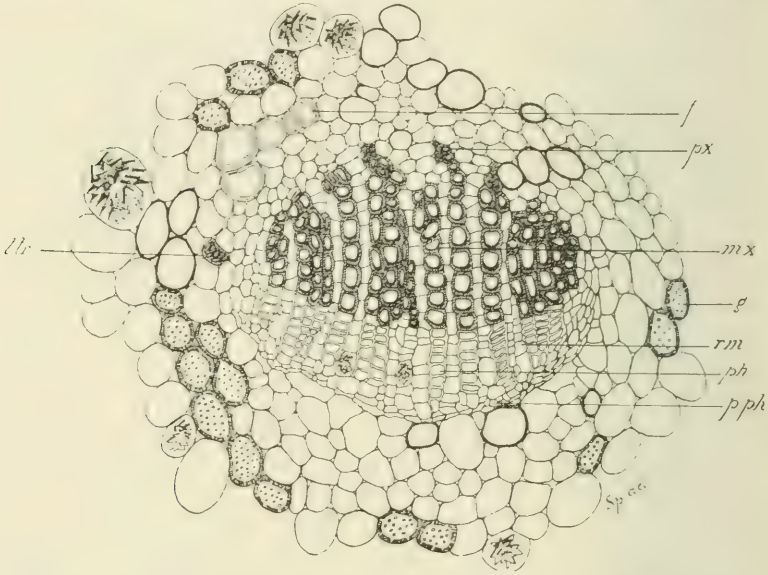


Fig. 69. — Section transversale du demi-faisceau pétiolaire ; f. : fibres ; px. : protoxylème ; mx. : métaxylème ; g. : gaine ; rm. : rayon médullaire ; ph. : phloème ; pph. : protophloème ; ttr. : tissu de transfusion.

d'oxalate de Ca. Les poches sécrétrices arrivent aussi tout près du bord de la feuille et atteignent des dimensions très différentes. On les distingue également dans les feuilles fraîches car elles sont plus transparentes. On les trouve aussi dans les feuilles fossilisées et Mas-

[1] Thomas Fr., 1865.

SALONGO[1] les a décrites comme des traces de champignons.

En 1858 NÆGELI[2] a émis l'idée que le double faisceau du pétiole est au commencement un seul et unique cordon qui se divise en deux branches avant d'entrer dans le pétiole. Cela est exact ; on n'a qu'à revoir mes schémas de bourgeons à propos des fleurs mâles et femelles

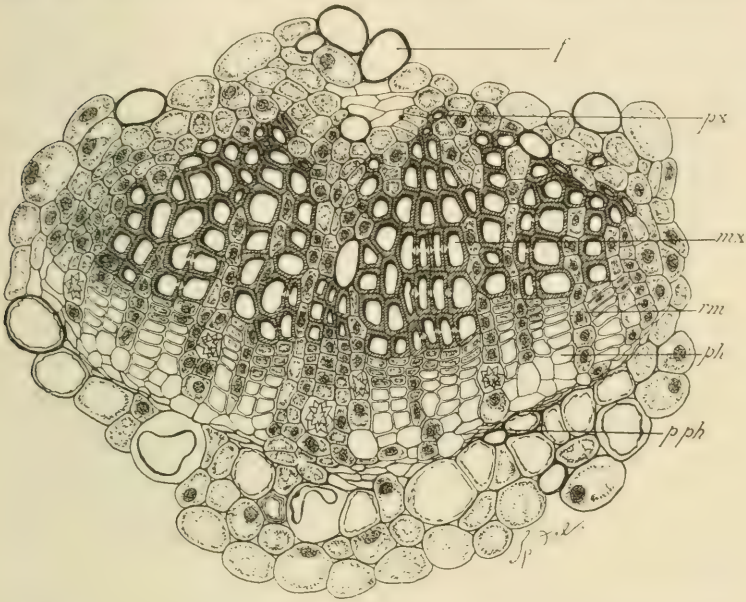


Fig. 70. — Sect. transv. d'un demi-faisceau pratiquée au milieu du pétiole f. : fibres ; px. : protoxylème ; mx. : métaxylème ; rm. : rayon médullaire ; ph. : phloème ; pph. : protophloème.

pour s'en convaincre. Mais il est vrai aussi que les initiales du xylème étant toujours doubles, le développement du bois indique dès le commencement un double faisceau, qui se rencontre chez presque toutes les plantes vasculaires : chez les plantes n'ayant plus de bifurcation dichotomique, il est le dernier indice d'une dichotomisation. La structure anatomique du pétiole ressemble beau-

[1] Massalongo, 1859. — [2] Naegeli, 1858.

coup à celle des aiguilles de *Pinus*, et d'accord avec Thomas on peut considérer ces dernières comme des pétioles dépourvus de limbe et homologues aux écailles du *Ginkgo*. Le limbe du *Ginkgo* serait une formation qui n'existerait plus chez les *Conifères*.

Chaque moitié du faisceau pétiolaire a une gaine de cellules sclérifiées à ponctuations simples, tandis que le faisceau dans l'aiguille de *Pinus* a une gaine commune. Les fig. 68 et 69 représentent une même section transversale à la base du pétiole ; la seconde grossit trois fois la

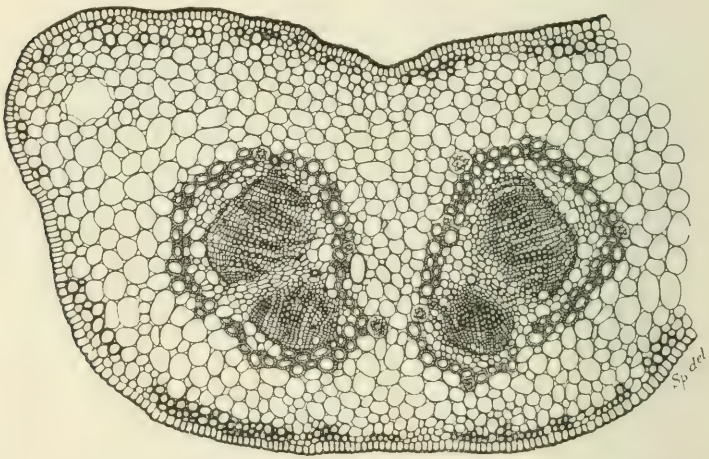


Fig. 71. — Sect. transv. au sommet du pétiole indiquant la première bifurcation de la nervure. gr. 44.

moitié du faisceau de la première. Les deux moitiés sont inclinées l'une vers l'autre de 90°. Le xylème est formé de dix groupes séparés par des rayons médullaires. Les premiers éléments sont des trachées annelées, ensuite viennent des trachées réticulées et finalement des trachéïdes. Dans le liber des tubes criblés alternent avec les cellules des rayons médullaires et nous y rencontrons des cellules oxalifères. A l'intérieur du protoxylème et en dedans de la gaine il y a des fibres. La gaine elle aussi est accompagnée de cellules à oursin et de cellules à tannin ; à la base du pétiole elle ne fait pas tout le tour du faisceau.

Le tissu de transfusion est pauvrement représenté dans le faisceau, mais notre fig. 69 en montre pourtant un élément. Dans le parenchyme cortical il y a des cellules oxalifères et d'autres à tannin. Le nombre et la position des poches sécrétrices peuvent varier ; j'ai attiré l'attention là-dessus dans un travail spécial. La fig. 68 nous montre quatre de ces poches. Au-dessous de l'épiderme, il y a souvent trois ou quatre couches de cellules sclérifiées. Toute la surface du pétiole présente des stomates, aussi bien la face ventrale que la face dorsale.

La fig. 70 met en évidence les différenciations dans le liber et dans le bois. C'est une section transversale au

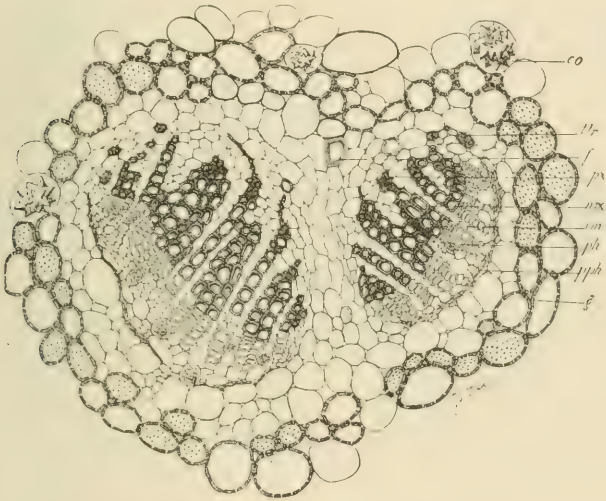


Fig. 72. — Triple grossissement d'un demi-faisceau de la fig. précédente. co.: cellule oxalifère ; ttr. : tissu de transfusion ; f.: fibres; px.: protoxylème; mx.: métaxylème ; rm. : rayon médullaire ; ph. : phloème ; pph. : protophloème ; g.: gaine.

milieu du pétiole qui montre les contenus cellulaires. Les éléments ligneux extérieurs présentent sur leurs faces radiales des ponctuations aréolées ce qui prouve leur nature trachéidale. En dehors du bois, nous avons une assise génératrice riche en protoplasma. Les rayons médullaires eux aussi ont gardé leur contenu tandis que les

tubes criblés sont en partie vides. Le protophloème est constitué par des cellules écrasées et est limité vers l'extérieur par des cellules à tannin.

Sur la fig. 71 on voit le sommet du pétiole là où la première bifurcation est intervenue. La division est inégale ; les parties extérieures constitueront les faisceaux marginaux. La gaine fasciculaire est plus développée qu'à la base, et contiguë sauf à l'endroit de la

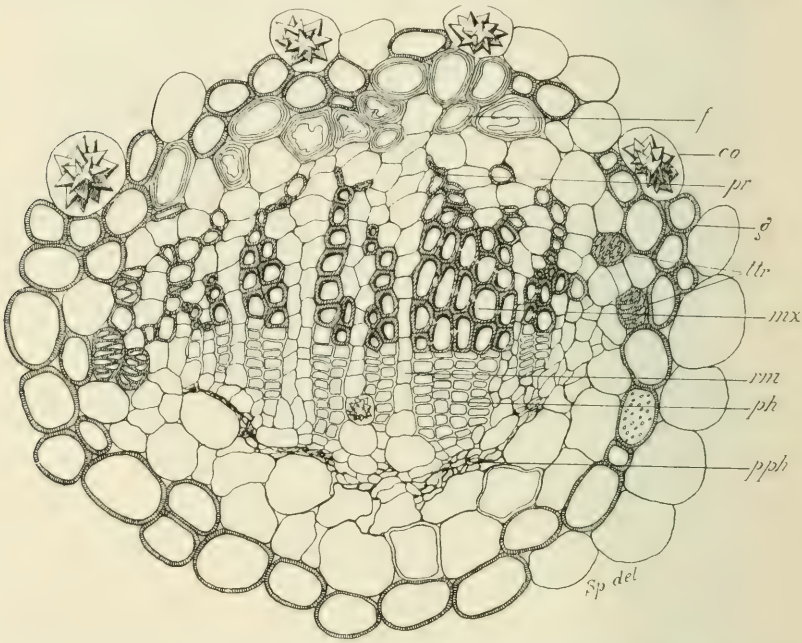


Fig. 73. — Sect. transversale d'une nervure à la base du limbe.

séparation où se trouvent des cellules de passage (fig. 72). Le tissu de transfusion est mieux développé ici quoique encore pauvre ; il est placé nettement sur les flancs extérieurs du double faisceau.

On peut dire de l'anatomie fasciculaire du limbe en général ce qui a été dit à propos du pétiole. Les groupes du xylème diminuent vers le sommet : au nombre de cinq à sept à la base (fig. 73), nous n'en trouvons plus que trois

au milieu (fig. 74) et un seul immédiatement au-dessous du sommet. Cette diminution est facile à comprendre, car sans augmentation du métaxylème, les différentes bifurcations réduiront chaque fois de moitié le nombre des groupes ligneux. Mais si le vrai bois diminue, par contre le tissu de transfusion augmente beaucoup et finit par entourer aussi le liber (fig. 75). La gaine sclérifiée disparaît au sommet de la feuille et le faisceau tout entier fait finalement place aux éléments de transfusion (fig. 76).

En dedans du bois et en dehors du liber il y a toujours des cellules à tannin qui épaississent leurs membranes et

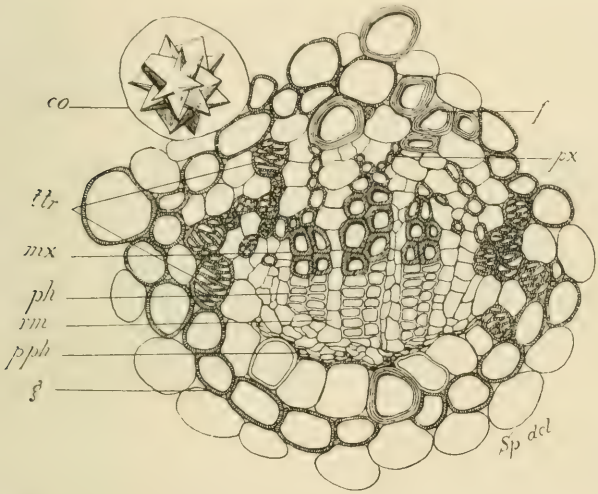


Fig. 74. — Sect. transversale d'une nervure au milieu du limbe.

finissent par devenir, soit par allongement, soit par fusionnement de cellules, des éléments très longs, dont j'ai déjà parlé à propos des cotylédons.

Les auteurs sont bien loin d'être d'accord sur l'anatomie de la feuille et du pétiole. Von Mohl [1] ainsi que Bernard [2] disent le tissu de transfusion absent du pétiole ;

[1] Von Mohl, A. 1871, loc. cit. — [2] Bernard, Ch., 1904, loc. cit.

Scheit[1] et Mahlert[2] le signalent, Worsdell[3] y voit son bois centripète. Seward et Gowan[4] prétendent que les cellules sclérifiées font défaut dans le limbe, d'autres indiquent pour le faisceau du limbe également une gaine. Bertrand[5], Seward et Gowan disent que les stomates sont confinés à la face inférieure de la feuille. Masters[6] indique, au moins pour certaines feuilles, des stomates sur les deux faces. Bertrand et Mahlert[7] nient la présence du tissu palissadique et Seward et Gowan l'indiquent pour les feuilles grandes et larges.

D'après mes propres recherches, j'ai pu me convaincre que tous ont probablement raison en ce qui concerne

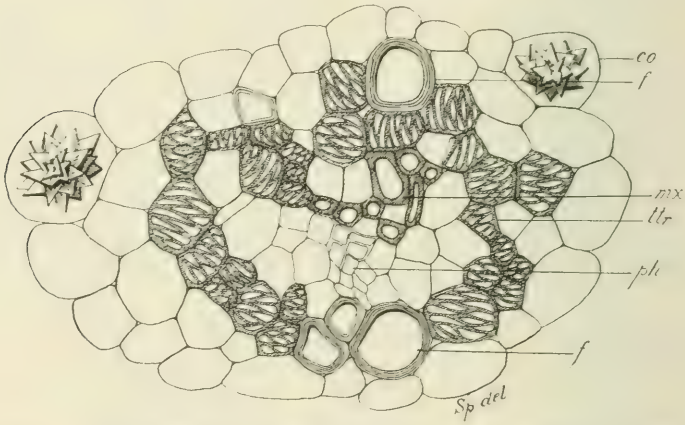


Fig. 75. — Sect. transversale d'une nervure presque au sommet du limbe.

l'objet qu'ils ont examiné. Pour être d'accord, il faudrait qu'on examine des feuilles de même âge et de même provenance. Or, nous sommes non seulement en présence d'une grande variété extérieure, mais encore les feuilles des rameaux longs et celles des rameaux courts peuvent présenter de petites différences de structure. Ainsi, j'ai

[1] Scheit, M., 1883, loc. cit. — [2] Mahlert, A., 1885, loc. cit. — [3] Worsdell, W. C., 1897, loc. cit. — [4] Seward, A. C., Gowan, J., miss, 1900, loc. cit. — [5] Bertrand, C. A., 1875. — [6] Masters, M. T., 1890. — [7] Mahlert, A., 1885, loc. cit.

trouvé sur les feuilles normales profondément bilobées d'une jeune plante des stomates des deux côtés. Le même fait s'est vérifié sur les feuilles d'un rameau long, soit femelle, soit mâle. Cela prouve leur caractère encore juvénile qui les rapproche des cotylédons. Dans les petites feuilles on distingue à peine une différence de forme entre les cellules du mésophylle ; celles-ci ont toutes des formes variées laissant entre elles des méats, quelquefois elles sont plus ou moins étoilées et forment un tissu lacuneux.

Les feuilles plus grandes ont, au-dessous des deux épidermes, mais surtout du côté ventral, des cellules nette-

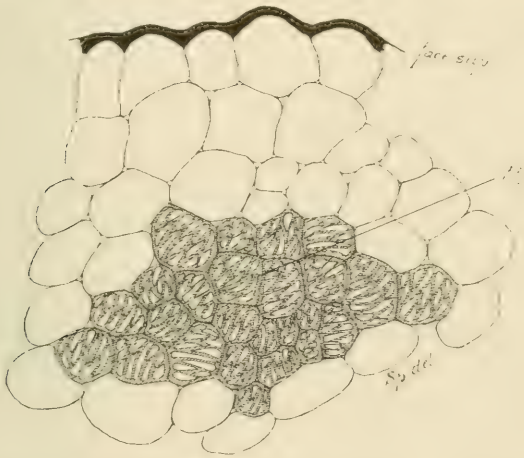


Fig. 76. — Sect. transversale d'une nervure tout à fait au sommet du limbe.

ment allongées dans le sens perpendiculaire et longitudinal à la surface, et au milieu, reliant deux faisceaux, des éléments arrangés transversalement et parallèlement à la surface. On peut homologuer la couche sous-épidermique supérieure à un tissu palissadique ; les grains de chlorophylle y sont plus abondants que dans les cellules du mésophylle (fig. 77). Il y a aussi un peu de chlorophylle dans les cellules qui bordent les poches sécrétrices. Les grains présentent une forme ovale comme aussi les

grains d'amidon dont le hile est centrique. Les cellules sécrétrices ne contiennent pas de grains d'amidon. Une chose est certaine, c'est que dans les feuilles âgées on trouve toujours une gaine sclérifiée ainsi que des fibres ; celles-ci ne disparaissent qu'avec le développement énorme pris par le tissu de transfusion vers le sommet du limbe. Le double faisceau dans le pétiole n'est jamais entouré par une seule et unique gaine comme le veut Mahlert et le

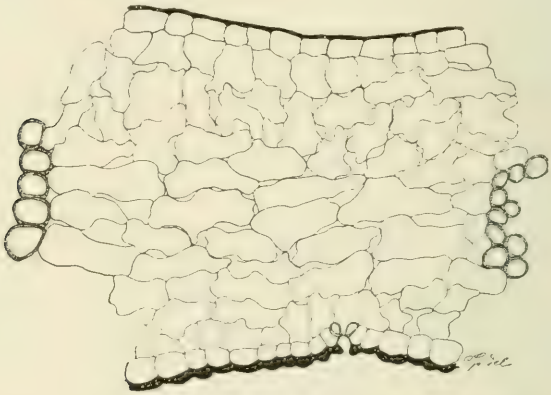


Fig. 77. — Sect. transv. d'une feuille montrant le mésophylle.

tissu de transfusion y est toujours présent, quoique le nombre des éléments qui le constituent puisse varier suivant la sorte de feuille sur laquelle on a fait ses observations.

Les stomates sont distribués d'une manière tout à fait irrégulière, surtout du côté dorsal de la feuille. J'ai déjà décrit leur forme à propos des cotylédons ; elle est du type Gymnosperme. Le premier qui s'est occupé des stomates du *Ginkgo* est Hildebrand [1] mais il en parle peu en détail. Strasburger [2] a étudié l'origine des stomates, et il dit que les cellules mères de stomates sont entourées d'un nombre variable de cellules épidermiques. Lorsque la cellule mère s'est divisée en deux cellules stomatiques,

[1] Hildebrand, F., 1860. — [2] Strasburger, Ed., 1866.

les cellules annexes se divisent à leur tour et entourent les deux cellules stomatiques d'une couronne de petites cellules. Il me semble, d'après le dessin qu'il donne d'un stomate vu de face, que Strasburger a été induit en erreur par la structure des cellules annexes. Comme il l'indique, les cellules annexes se divisent à peu près en même temps que la cellule mère de stomate (fig. 78), mais ces divisions ne donnent pas lieu à la couronne de cellules comme il la figure. Cette couronne de cellules n'est pas formée de cellules nouvelles : c'est une série de mamelons cutinisés produits par les cellules annexes par-dessus les cellules stomatiques comme le prouve la fig. 79 vue de face, et la section transversale (fig. 80). Comme nous l'avons vu chez les cotylédons, ces mamelons ne se produisent pas ; et chez les jeunes feuilles, ainsi que sur la face ventrale des feuilles normales adultes, ils ne se développent pas non plus (fig. 81). Cette différence entre les stomates des cotylédons et des feuilles adultes a été remarquée par von Mohl[1] pour le *Sciadopitys*.

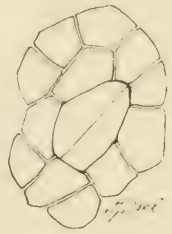


Fig. 78. — Origine d'un stomate.

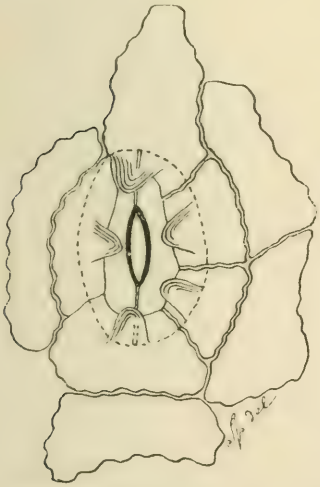


Fig. 79. — Stomate de la face inférieure d'une feuille vue de face.

Bertrand indique pour les stomates du *Ginkgo* quatre cellules annexes. J'en ai trouvé quatre, cinq et même six. Les divisions dans ces cellules citées ci-dessus n'ont pas eu lieu dans toutes. La fig. 81 indique par des tons différents, en même temps que l'enfoncement des cellules stomatiques

[1] Von Mohl, A., 1871, loc. cit.

dans l'épiderme, une bande épaissie sur le dos de ces cellules ; cette bande va d'un pôle à l'autre, laissant vers celui-ci une partie non épaissie, marquée sur la fig. 80 par une ligne pointillée. Mahlert a dit que les cellules stomatiques étaient finalement lignifiées dans leur partie supérieure, et Porsch[1] affirme la même chose. Celui-ci, dans un travail plein d'esprit et d'ingéniosité, fait dériver le type des stomates gymnospermes des Ptéridophytes, probablement avec raison, puisqu'on fait descendre les Gymnospermes des Ptéridophytes. Il montre comment l'exclusion de l'activité mécanique dans la région médiane des cellules stomatiques a eu pour résultat la réduction graduelle du bec postérieur des cellules de bordure. Cette exclusion a été causée par l'épaississement des membranes et la lignification du côté supérieur et même parfois du côté inférieur de la cellule stomatique. Chez les Gymnospermes récents, le bec postérieur peut même surgir exceptionnellement comme caractère atavique ; Porsch l'a constaté chez le *Ginkgo*, fait que je n'ai pu vérifier, mais que je ne veux pas mettre en doute vu la variabilité qui caractérise cet arbre. Cet auteur voit dans ce caractère une preuve de plus en faveur de sa manière de voir.

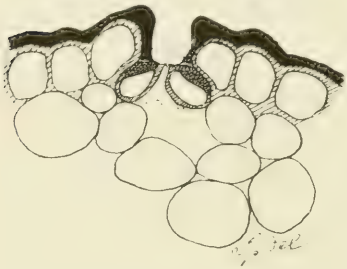


Fig. 80. — Section transv. d'un stomate. (La ligne pointillée indique le plan polaire du stomate).

Pour Porsch, tous les Gymnospermes ont hérité le même type, mais ils l'ont modifié suivant les exigences du milieu. J'objecterai qu'il ne devrait pas faire dériver le *Ginkgo* des *Cycadacées ;* il prétend que le type cycadéen réapparaît dans la feuille du *Ginkgo ;* or, pour moi, cela ne peut être le cas, puisque les *Ginkgoacées* ont existé dans les temps géologiques simultanément et même avant

[1] Porsch, O., 1905, loc. cit.

les *Cycadacées*. Je suis d'accord avec Porsch quand il prétend que les stomates de tous les Gymnospermes ont une certaine parenté dont on trouvera l'origine chez les Ptéridophytes fossiles, d'où sont issues les plantes actuelles.

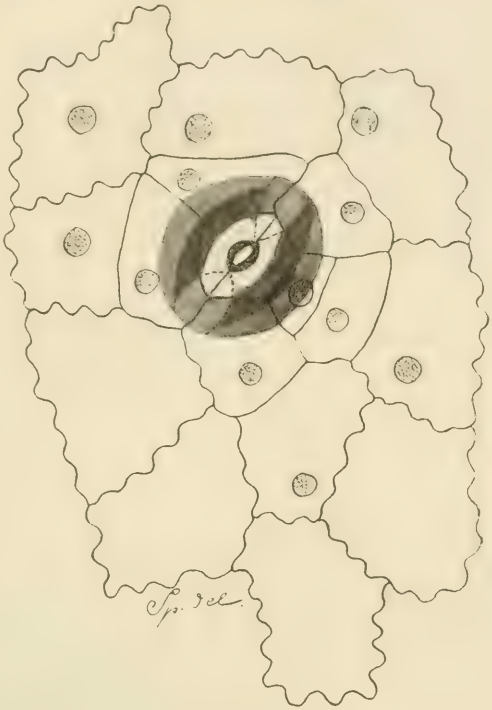


Fig. 81. — Stomate de la face supérieure d'une feuille vue de face.

J'ai examiné des feuilles à tous les âges, même des feuilles tombées de l'arbre en automne et je n'ai pu constater que très rarement une légère teinte brunâtre avec la phloroglucine sur la bande dorsale des cellules stomatiques. La phloroglucine ne colore en rose que les trachéides, le tissu de transfusion et le protoxylème en brun rougeâtre, la gaine fasciculaire, les fibres et toutes les cellules sclérifiées, faiblement en brun.

Fig. 82. — Poil sur une jeune feuille.

Les deux épidermes sont formés par des cellules tabulaires légèrement ondulées et couvertes d'une cuticule épaisse. L'épiderme supérieur est assez plat, tandis que l'épiderme inférieur présente une ligne très mouvementée. Il ne se développe pas de poils sur les feuilles du *Ginkgo*. Ils sont du reste, en général, absents aussi chez les autres Gymnospermes.

J'en ai décrit à propos des écailles intérieures, mais les jeunes feuilles vigoureuses encore enroulées peuvent exceptionnellement en posséder aussi ; FANKHAUSER[1] l'avait remarqué avant moi. Le poil est une simple cellule épidermique qui se prolonge. Il se produit souvent (mais pas toujours) un cloisonnement (fig. 82), et à propos des poils des écailles, j'ai déjà mentionné la possibilité d'une ramification.

Les traces foliaires du *Ginkgo* ont été étudiées par NÆGELI[2], GEYLER[3] et BERTRAND[4]. Geyler a donné un

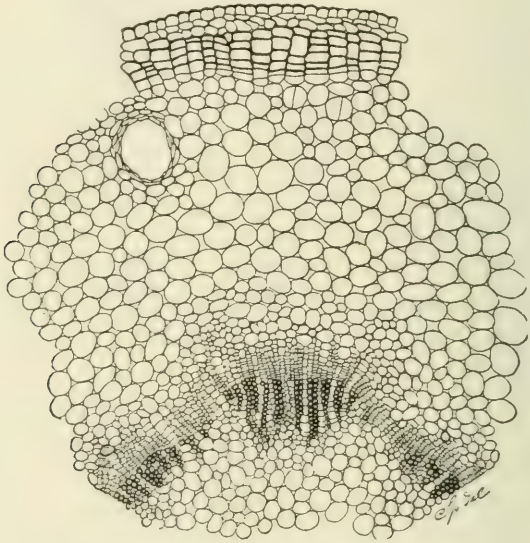


Fig. 83. — Tige de 6 mois au sommet avec faisceau foliaire sortant.

schéma pour la position $^3/_8$. Nous avons vu qu'à l'origine on ne peut guère distinguer le double cordon (fig. 83). Dans cette figure, nous voyons la sortie d'un faisceau foliaire. On y reconnaît le futur dédoublement d'abord par les deux groupes d'initiales et ensuite par le large rayon

[1] Fankhauser, J., 1882, loc. cit. — [2] Naegeli. 1858, loc. cit. — [3] Geyler, H. Th., 1867. — [4] Bertrand, C. A., 1875, loc. cit.

médullaire au milieu du faisceau. Une fois sorti complètement du cylindre central, il se divise nettement en deux parties, et parcourt ainsi à peu près quatre entre-nœuds avant de sortir de la feuille. D'après Geyler, le parcours des faisceaux est identique chez le *Ginkgo* à celui des autres *Conifères* qui ont des feuilles spiralées. La trace double seule serait caractéristique pour le *Ginkgo*. Lestiboudois avait supposé que deux faisceaux entraient dans les cotylédons du *Ginkgo*. Cela s'est vérifié, c'est-à-dire qu'un double cordon descend dans la tigelle et la radicule.

Chapitre IV

LA STRUCTURE SECONDAIRE

Le *Ginkgo* possède comme certains autres *Conifères* des rameaux longs et des rameaux courts ; comme le fait remarquer Bertrand, il n'y a aucune régularité dans la succession des pousses courtes et des pousses longues. Les rameaux longs développés pendant une saison ressemblent tout à fait à une plantule, avec cette différence que dans la plantule il n'y a qu'un seul bourgeon développé : le bourgeon terminal, tandis que sur les rameaux longs il y a un bourgeon dans l'aisselle de chaque feuille, (voir fig. 63). La phyllotaxie dans les bourgeons terminaux est toujours du $^3/_8$ au $^5/_{13}$, mais si l'axe s'allonge la position peut devenir $^2/_5$. « Chez les pousses radiaires, les dispositions phyllotaxiques, tant primitives que définitives, dépendent essentiellement du rapport de l'allongement à l'accroissement transversal de ces pousses » (C. de Candolle[1]). Les bourgeons axillaires dont j'ai donné la phyllotaxie se développent les années suivantes en rameaux courts. Ceux-ci ne s'avancent que très peu chaque année et portent à leur sommet un bouquet de feuilles inégalement pétiolées (fig. 122). Tout le rameau court est couvert de cicatrices foliaires et aussi de cicatrices de fleurs des années précédentes si c'est un rameau fertile (voir fig. 63). Fujii[2] dit avec raison comme l'avait déjà fait Celakowsky[3] que le rameau court du *Ginkgo* est pareil sur les points morphologiques essentiels à la tige des *Cycadacées* : ils sont tous deux en général non ramifiés et terminés par un bouquet de feuilles, mais parfois, au con-

[1] de Candolle, C., 1895. — [2] Fujii, K., 1896. — [3] Celakowsky, L., 1890.

traire, tous deux sont ramifiés. Un rameau court peut subitement, après quelques années, se développer en rameau long et porter des feuilles juvéniles ; c'est ce qui est arrivé pour la branche de la fig. 63. C'était un rameau femelle âgé de dix ans, car on peut y distinguer dix anneaux de traces foliaires et d'axes floraux.

Anatomie des rameaux longs et courts

L'anatomie des rameaux longs n'est pas tout à fait identique à celle des rameaux courts. Dans les rameaux longs le xylème et le phloème forment un anneau fermé (fig. 82). Le xylème est formé de groupes de trachéides, séparés par des rayons médullaires qui sont composés généralement d'une ou de deux séries de cellules. Les trachéides possèdent une ou deux rangées de ponctuations aréolées sur les faces radiales. On trouve des poches sécrétrices dans l'écorce et dans la moelle ; des fibres et des cellules à tannin accompagnent extérieurement le liber dans lequel il y a des cristaux à oxalate. Rothert [1] a trouvé un canal sécréteur dans la moelle de *Cephalotaxus* et jusqu'à présent on n'a pas constaté de canaux médullaires chez les autres Conifères. Ni le liber ni le

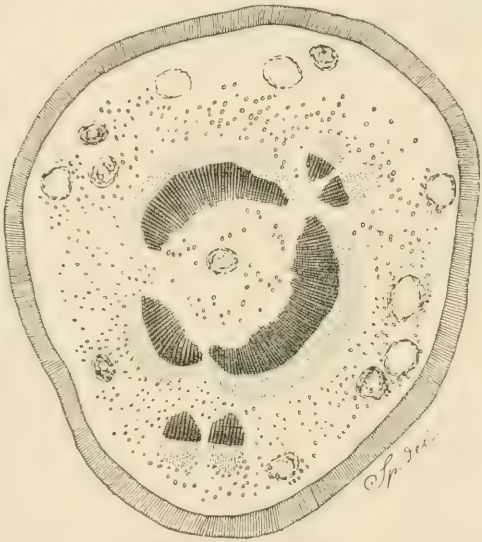


Fig. 84. — Section transv. d'un rameau court.

[1] Rothert, W., 1899.

bois du Ginkgo ne contiennent de poches sécrétrices. Quelquefois dans le liber il y a des cellules à tannin et on y rencontre toujours des oursins d'oxalate de Ca ; STRASBURGER[1] indique l'oxalate de Ca même pour le parenchyme ligneux ; ce fait sépare le *Ginkgo* de tous les autres *Conifères*.

Le bois des rameaux courts est beaucoup moins dense que celui des rameaux longs (fig. 84). Les rayons médullaires y sont plus abondants ; ils alternent avec des groupes de trois ou quatre rangées de trachéides. Les cellules oxalifères sont extrêmement nombreuses, soit dans le liber, soit dans la moelle, tandis que les fibres sont rares.

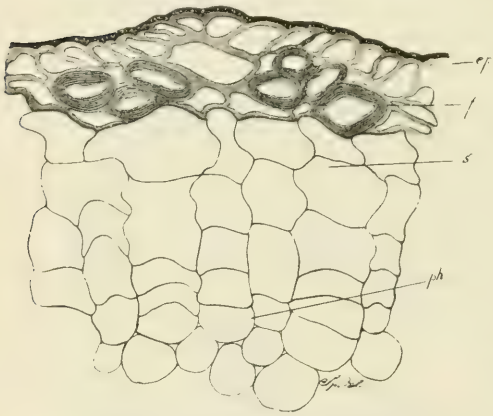


Fig. 85. — Sect. transv. du périderme d'une jeune tige. ép. : épiderme ; f. : fibres ; s. : suber ; ph. : phellogène.

La jeune plante forme de bonne heure un périderme. Celui-ci naît dans la quatrième assise sous-épidermique (voir fig. 83 et 85). En automne, on trouve déjà plusieurs couches de suber : les trois couches épidermiques refoulées à l'extérieur s'épaississent énormément et de temps en temps des fibres s'y forment. Il ne se produit pas de phelloderme, sauf à l'endroit où se développent des lenticelles. Le développement de celles-ci a été étudié par STAHL[2]. Elles apparaissent sur la plantule la première année, et sur les jeunes pousses on en trouve déjà en automne. Là où doit naître une lenticelle, les divisions du phellogène sont beaucoup plus fréquentes et se produisent des deux côtés, vers l'extérieur pour former le suber et vers l'intérieur pour consti-

[1] Strasburger, Ed., 1891. — [2] Stahl, E., 1873.

tuer un riche phelloderme. La fig. 86 montre ces divisions cellulaires ; il s'est formé un coussinet qui rompra l'épiderme sous la poussée de la lenticelle naissante. Cette ouverture est visible dans la fig. 87 : c'est une fente longitudinale. Je n'ai pas étudié les lenticelles sur les tiges âgées, mais Stahl dit que le phelloderme est extraordinairement développé ; il a trouvé chez un vieux tronc plus de 40 couches dont les cellules cylindriques, arrangées régulièrement dans le sens radial, contenaient de la chlorophylle et laissaient entre elles des méats remplis d'air. Il a trouvé tout à fait singulière la structure de la masse cellulaire qui remplit les lenticelles des vieux troncs ; elle est caractérisée par une grande résistance aux influences extérieures, de

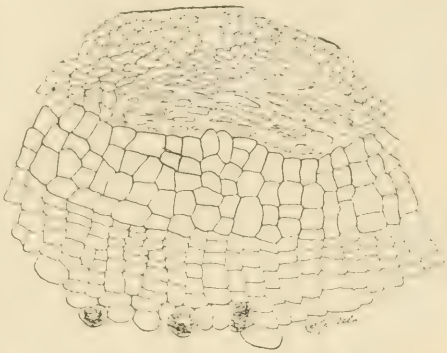


Fig. 86. — Jeune lenticelle. gr. 90.

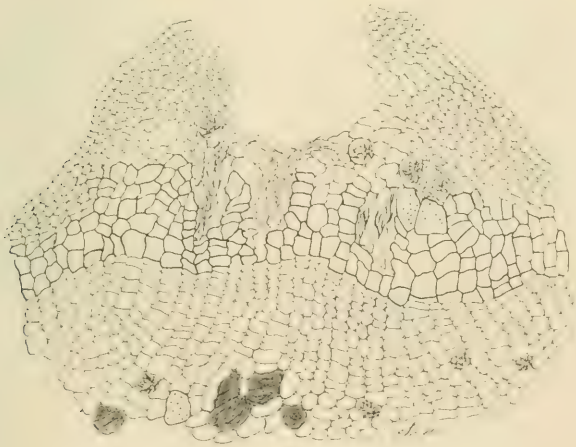


Fig. 87. — Lenticelle plus âgée. gr. 90.

sorte qu'on peut trouver accumulée dans de vieilles lenticelles la production de l'assise génératrice de plusieurs années. Ces cellules de remplissage (Füllzellen) se distinguent du suber par des dimensions plus réduites, des membranes incolores plus minces, et des méats qui les séparent les unes des autres.

Anatomie des troncs

Pour étudier la structure des branches et des troncs plus âgés, je n'ai pas pu examiner des tiges ayant plus de 25 ans. Strasburger a étudié un tronc de 58 ans et a donné, sur le liber notamment, tous les détails désira-

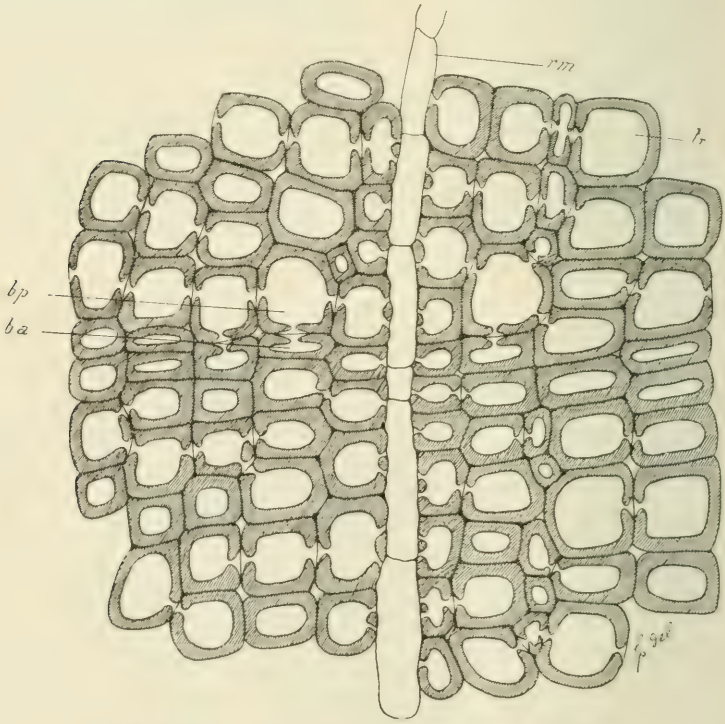


Fig. 88. — Sect. transv. dans une tige de 25 ans.
bp.: bois du printemps; ba.: bois de l'automne; rm.: rayon médullaire; tr.: trachéides. gr. 340.

bles. Dippel[1] a décrit le passage du protoxylème aux trachéides à ponctuations aréolées, et il a trouvé jusqu'à quatre rangées d'éléments annelés et spiralés, ensuite deux rangées de cellules réticulées, puis des rangées de vaisseaux scalariformes qui passent enfin aux trachéides.

La fig. 88 présente une section transversale dans le bois

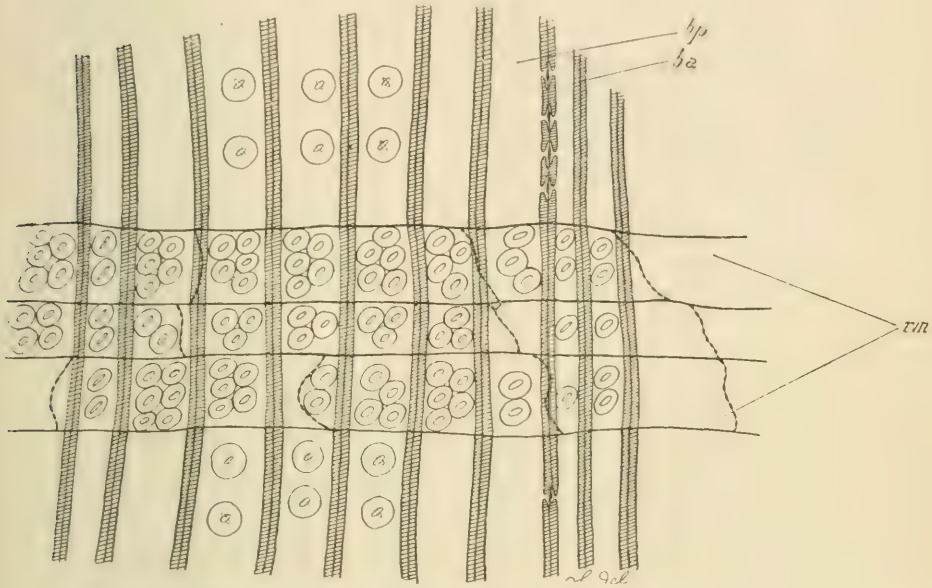


Fig. 89. — Sect. longit. rad. dans une tige de 25 ans.
bp.: bois du printemps; ba.: bois de l'automne; rm.: rayon médullaire gr. 340.

d'une branche de 25 ans. Le dessin est pris sur la limite entre la huitième et la neuvième année, et il montre le parcours d'un rayon médullaire. Il y a des espaces intercellulaires entre les trachéides, et ces dernières possèdent généralement une rangée de ponctuations aréolées sur leur face radiale. Entre le bois d'automne et le bois de printemps de l'année suivante, il y a aussi des ponctuations sur la face tangentielle. Strasburger dit que ces ponctuations peuvent se produire sur six parois tangen-

[1] Dippel, 1862.

tielles successives, mais je n'ai pas pu observer cela. Dans cette branche de 25 ans les rayons médullaires étaient vivants et contenaient sur toute leur longueur de l'amidon ; ils ont des membranes très minces. SCHORLER[1]

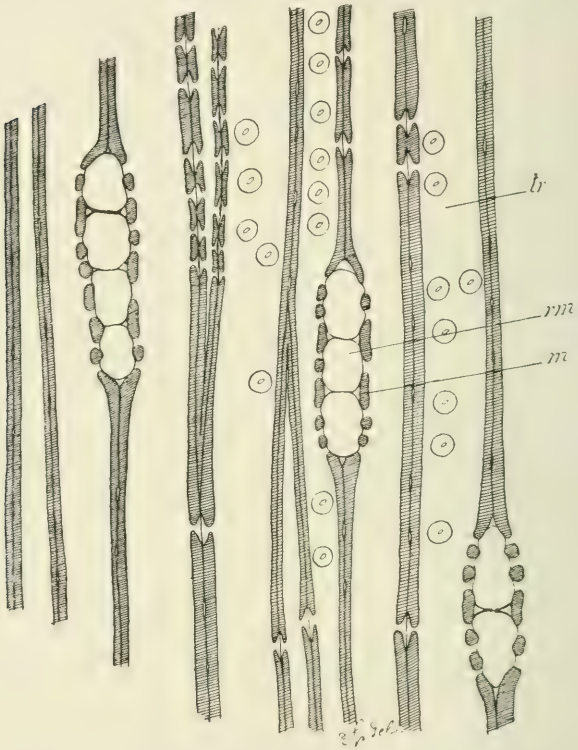


Fig. 90. — Sect. longit. tang. dans une tige de 25 ans.
tr.: trachéide; rm.: rayon médullaire ; m.: méat. gr. 340.

admet pour les *Taxinées* des rayons médullaires vivants jusqu'à la vingt-deuxième année.

Le *Ginkgo* montre une petite différence sur ce point car Strasburger lui aussi a trouvé la limite de l'aubier et du bois de cœur entre la vingt-quatrième et la trentième année. Dans le tronc qu'il a examiné le contour du bois

[1] Schorler, 1883.

de cœur était très irrégulier. Les ponctuations aréolées n'y sont pas aussi nettes que chez les *Abiétinées* par exemple ; leurs ouvertures du côté intérieur de la tra-

Fig. 91. — Sect. transv. dans le liber d'une branche de 25 ans.
co. : cellule à oxalate de Ca ; fl. : fibre libériennes ; rm. : rayon médullaire.

chéide sont ovales, et vues de face se dirigent de la gauche en bas vers la droite en haut, ce qui fait que sur une section longitudinale nous avons des fentes croisées ; Von Mohl[1] l'avait déjà constaté en 1844 (fig. 89). Les rayons médullaires ont deux, trois, quatre et cinq étages de cellules, et entre ces différentes cellules il y a des ponctuations simples et deux rangées de larges ouvertures vis-à-vis de chaque trachéide, de sorte que vues de face les ponctuations du rayon médullaire se présentent comme des ponctuations aréolées (fig. 89) dont le cercle extérieur indique la base du cône tourné vers le rayon médullaire, et l'ovale intérieur le sommet du cône tourné vers l'intérieur de la trachéide adjacente. Dans le rayon médullaire il y a aussi des méats entre les différentes cellules de celui-ci et les éléments trachéidaux voisins ; on peut s'en

[1] von Mohl, A. 1844.

convaincre d'après le dessin 90. Gœppert[1] donne une section longitudinale tangentielle du bois de *Ginkgo* où il figure un rayon médullaire composé.

Les rayons médullaires continuent dans le liber (fig. 91). En outre, nous y rencontrons des bandes tangentielles incomplètes de fibres qui sont complètement épaissies. Strasburger ne pense pas que ces éléments puissent avoir une importance mécanique pour protéger le liber. Je me demande à quoi elles pourraient bien servir si ce n'est à consolider un peu ce tissu très mou et facilement détériorable. Les cellules à oxalate de Ca sont très abondantes ; elles se trouvent, ou isolées, ou en rangées radiales ; dans ce dernier cas elles sont plus petites. La sécrétion de l'oxalate de Ca commence déjà, comme l'a dit Strasburger, dans la région la plus jeune du liber tout près du cambium, et elle se trouve peut-être en rapport avec la fonction très active des cellules de cette couche.

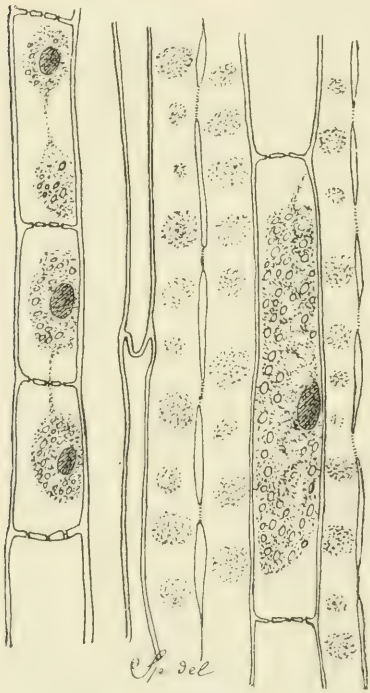


Fig. 92 — Sect. long. radiale dans le liber.

Du parenchyme libérien, des cellules oxalifères, des tubes criblés, des fibres, des cellules à albumine, alternent dans le liber sans régularité (fig. 92). Les cellules à albumine (ainsi nommées par Strasburger) sont des cellules vidées à côté des tubes criblés, et dont les parois transversales sont pliées par suite de l'aplatissement que toute

[1] Goeppert, H. R., 1850.

la cellule a subi. Les tubes criblés présentent entre eux des plaques criblées sur toutes les faces. En dehors du liber et immédiatement en dedans du périderme, il y a souvent des bandes plus ou moins continues de sclérenchyme constituées par des cellules parenchymateuses complètement sclérifiées. Le suber est considérable et produit l'écorce rouge grisâtre du Ginkgo. J'ai donné ci-dessus la description des lenticelles dans les troncs plus âgés.

Fujii [1] décrit des formations monstrueuses sur les troncs de vieux *Ginkgos* ; elles sont appelées au Japon « chichi ». A la partie inférieure d'une grande branche pousse un corps cylindrique conique qui peut atteindre dans certains cas 2.2 m de longueur et 30 cm de diamètre. Ce corps ne possède pas de feuilles, mais peut prendre racine et produire alors des feuilles. Son anatomie montre des anneaux annuels, et les trachéides y sont sinueuses. D'après Fujii, c'est une protubérance pathologique de la tige, et elle peut prendre la place d'un rameau court ou d'un ou plusieurs bourgeons adventifs. Elle est probablement due à une circulation défectueuse en général et plus particulièrement à une augmentation locale de nourriture. C'est peut-être pour cela qu'on en trouve autour des greffes; il paraît que les parties souterraines et les racines en produisent aussi.

Structure secondaire de la racine

Les méristèmes secondaires (le cambium) se forment d'abord entre le faisceau libérien et le métaxylème, donc sur les flancs du stèle, tandis que vis-à-vis du protoxylème, ils ne se forment que plus tard. Ce n'est pas la couche parenchymateuse immédiatement en dehors du bois qui devient assise génératrice, mais la seconde ou la troisième couche. De cette manière, le bois secondaire centrifuge

[1] Fujii, K., 1895.

sera toujours séparé du bois primaire par une ou deux couches parenchymateuses. La fig. 93 donne une image assez exacte d'une racine qui a passé à l'état de structure

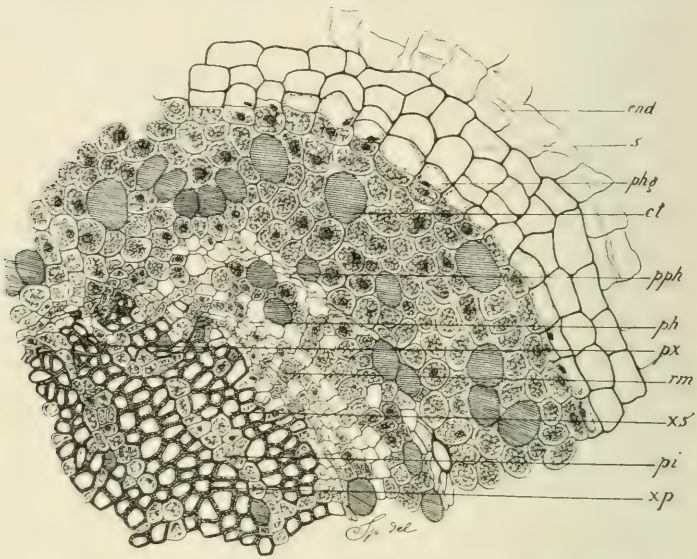


Fig. 93. — Sect. transv. d'une jeune racine secondaire. end. : endoderme ; s. : suber ; phg. : phellogène ; ct. : cellule à tannin ; pph. : protophloème ; ph. : phloème ; px. : protoxylème ; rm. : rayon médullaire : xs. : xylème secondaire ; pi. : parenchyme entre le bois primaire et le bois secondaire ; xp. : xylème primaire.

secondaire. Par l'activité du cambium, il s'est formé vers l'intérieur des trachéides à ponctuations aréolées et vers l'extérieur du liber secondaire. Dans le bois et dans le liber, on remarque des rayons médullaires dont les cellules sont caractérisées par un riche contenu.

Il y a d'abord deux groupes de formations secondaires de chaque côté du bois primaire. Le liber primaire se remarque dans notre section en dehors du liber secondaire par quelques cellules plus ou moins écrasées. Vis-à-vis du protoxylème s'est formé maintenant une assise génératrice, et le cambium devient enfin continu. Si quelques trachéides du bois secondaire peuvent toucher quelquefois le métaxylème du bois primaire, cela n'est pourtant jamais le cas avec le protoxylème. Celui-ci reste

toujours séparé du bois centrifuge secondaire. Les cellules parenchymateuses en dehors du phloème appartiennent à la région du péricycle. Il y a là un assez grand nombre de cellules à tannin. Les poches sécrétrices font complètement défaut dans la racine, ce que van Tieghem a mentionné dans son travail sur les canaux sécréteurs.

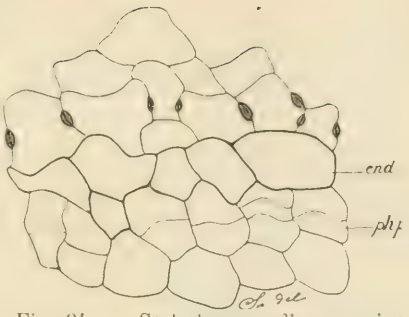


Fig. 94. — Sect. transv. d'une racine primaire montrant l'origine du phellogène péricyclique. end. : endoderme ; php. : phellogène péricyclique. gr. 200.

Au moment où l'assise génératrice entre le bois et le liber se différencie, il se forme dans la dernière couche

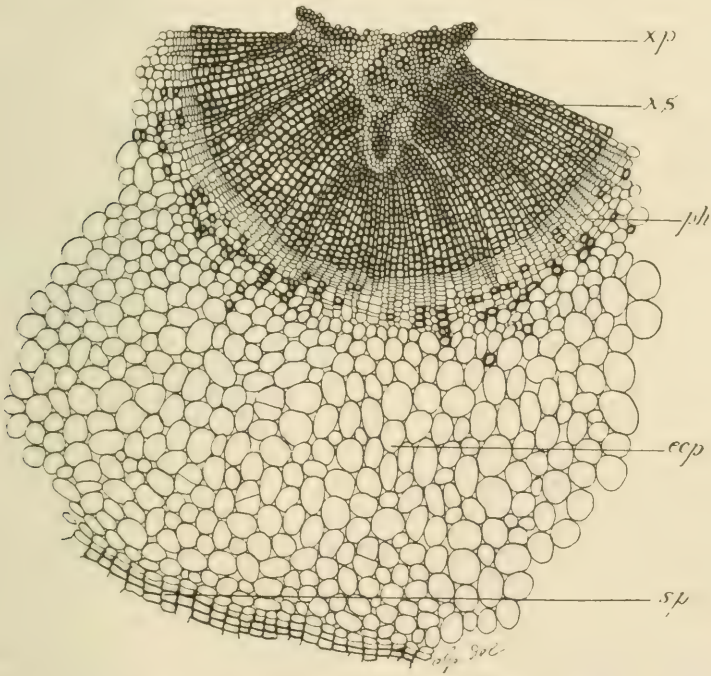


Fig. 95. — Sect. transv. dans la racine principale d'une plantule de 6 mois. xp. : xylème primaire ; xs. : xylème secondaire ; ph. : phloème ; écp. : écorce péricyclique ; sp. : suber péricyclique.

du péricycle un autre méristème secondaire : le phellogène, qui produit vers l'extérieur, en dedans de l'endoderme, des cellules subéreuses (fig. 94 et 93). Nous voyons sur la fig. 94 les premières divisions du péricycle. A ce stade, il n'y a pas encore de subérification, par contre, la fig. 93 montre déjà deux couches de cellules mortes subérifiées et la troisième en voie de subérification. Toute l'écorce primaire en dehors s'est exfoliée. On voit les restes de l'endoderme et des cellules à épaississements attachés au suber. Aucun phelloderme ne se produit, mais les cellules parenchymateuses en dedans du phellogène se multiplient soit par anticlines soit par périclines, remplaçant ainsi l'écorce primaire disparue, ce que l'on peut constater dans la fig. 95.

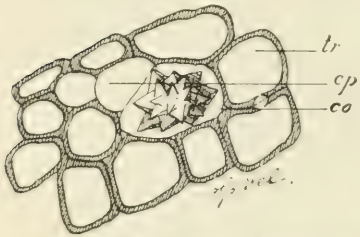


Fig. 96. — Cristal d'oxalate de Ca dans le bois d'une racine. tr. : trachéide ; cp. : cellule parenchymateuse ; co. : cellule à oxalate de Ca.

C'est une section transversale dans une racine d'une plantule de six mois. Elle avait trois cotylédons, par conséquent la racine est triarque.

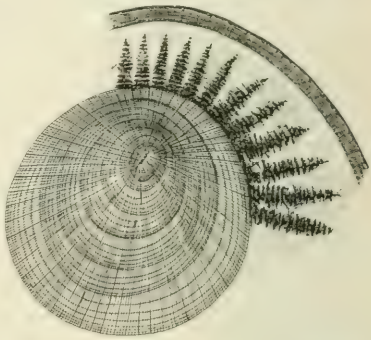


Fig. 97. — Sect. transv. d'une racine de 6 ans.

L'accroissement d'une saison est considérable, mais le bois est bien plus développé comparativement que le liber. Ce dernier possède de nombreuses fibres distribuées d'une manière quelconque dans des rangées radiales de cellules. Il y a une petite différence entre les éléments secondaires situés vis-à-vis du protoxylème et ceux situés sur les flancs : les premiers sont un peu plus petits que les seconds. Un fait analogue, mais encore beaucoup plus marqué, se produit chez le *Sphenophyllum* (Scott[1]).

[1] Scott, D. H., 1900.

Dans les vieilles racines, les anneaux annuels ne sont pas aussi marqués que dans la tige, les parois des trachéides sont plus minces et les ponctuations sur les parois tangentielles sont beaucoup plus rares. Les rayons médullaires ont de 1 à 7 étages de cellules et peuvent contenir des cristaux. Il y a dans le xylème des rangées de cellules parenchymateuses qui contiennent parfois aussi des cristaux (fig. 96.) Dans le phloème, les cellules oxalifères sont plus rares, tandis que les fibres sont très abondantes et donnent au liber de la racine une constitution semblable à celle de la tige de Tilia, seulement elle est moins régulière (fig. 97). Ici aussi, les coins libériens sont séparés par du parenchyme de dilatation. D'après van Tieghem [1], le liber secondaire du *Ginkgo* ressemblerait à celui de *Phyllocladus*. La fig. 98 est une section transversale dans une vieille racine prise sur la limite du liber et du bois. Ce premier contient un grand nombre de fibres.

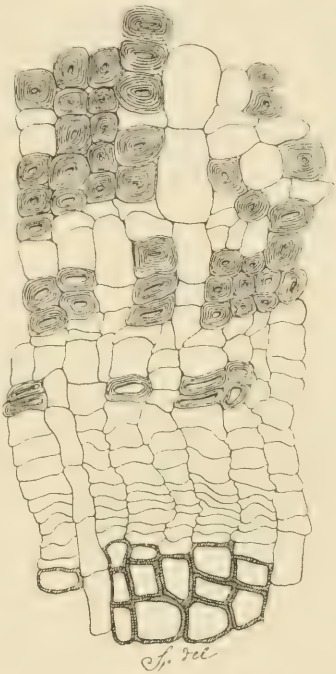


Fig. 98. — Sect. transv. dans une vieille racine sur la limite du liber et du bois.

Les arbres femelles et mâles sont assez faciles à distinguer, même à l'état jeune, ou lorsque, devenus adultes, ils restent stériles. C'est Henry [2] qui le premier a attiré l'attention sur certaines différences entre les deux sexes dans leur port extérieur. (J'ai déjà indiqué la différence entre leur feuillage.) L'arbre mâle est beaucoup plus élancé, ses ramifications sont plus droites et plus dres-

[1] Van Tieghem, Ph., 1870. — [2] Henry dans Mottet, S., 1902, loc. cit.

sées et il ressemble davantage à un sapin. Le pied femelle, plus trapu, se développe davantage en largeur, sa cime n'est donc pas aussi élancée que celle du mâle, mais se couronne à un âge moins avancé. Toutefois j'ai vu des arbres femelle qu'on aurait pu prendre pour des mâles à cause de leur port élancé.

Ginkgo femelle, du Jardin Anglais à Genève.

Chapitre V

LES FLEURS

La fleur femelle

La question de la fleur femelle des *Conifères* en général est un sujet extrêmement controversé, et qui a été l'objet de nombreuses publications, dont quelques-unes de grande importance. Bien qu'on trouve dans la littérature botanique des résumés de différents travaux, j'ai préféré donner moi-même un extrait succinct des mémoires qui traitent plus particulièrement du *Ginkgo biloba* ; pour les anciens travaux où l'on parle de la théorie de la fleur femelle chez les *Conifères* en général, je renverrai le lecteur à l'ouvrage très complet de Strasburger [1].

Targioni Tozzetti [2], le premier, a relevé le fait que la pollinisation chez les *Conifères* se fait autrement que chez les *Phanérogames*. Il a remarqué qu'il n'y avait pas d'ovaires chez les *Conifères*, mais que le pollen pour effectuer la fécondation tombait directement sur l'ovule. La gymnospermie a donc été découverte déjà en 1810, mais les caractères gymnospermes des *Conifères* ont été mis en évidence seulement 15 ans plus tard par les travaux de R. Brown [3].

A. Richard s'élève contre la théorie de Brown, et il dit à propos du *Ginkgo* que les fleurs femelles sont portées par des longs pédoncules élargis vers le haut et formant cupule ; le calice est en forme de cône, terminé au sommet

[1] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit. — [2] Targioni Tozzetti, dans Strasburger, Ed., 1872. — [3] Brown, R., 1826.

par une petite ouverture ronde. Il prend à l'intérieur de l'ovule (selon lui « calice ») le nucelle pour l'ovaire et le dit soudé au calice par sa partie inférieure. D'après Richard, les *Ginkgoacées* sont en relation étroite avec les *Cycadacées* qui, pour lui, ne sont pas non plus gymnospermes, et avec les *Amentacées*.

Brongniart [1], d'accord avec Brown, créa la classe des *Phanérogames gymnospermes*.

Schleiden [2], en 1857, dit que la fleur femelle est un axe situé à l'aisselle d'une feuille, et portant au sommet les ovules.

Eichler [3] déclare que les ovules du Ginkgo sont portés sur un axe dépourvu de feuilles et possèdent deux téguments. (Il prend l'arille pour le tégument extérieur.) Pour lui la fleur femelle du Ginkgo est bien une fleur possédant un long pédoncule.

Une interprétation nouvelle est donnée par Parlatore [4]. D'après lui, le tégument de l'ovule serait l'ovaire, pourvu de deux stigmates, et possédant à l'intérieur un nucelle sans tégument. Cet ovaire serait en partie enfermé dans la cupule, laquelle est ici, comme chez les *Taxinées*, le résultat d'une soudure de bractées qui, à leur tour, ont crû sur l'axe.

Baillon [5] est à peu près de l'avis de Parlatore; il est opposé à la théorie de la gymnospermie des Conifères: le tégument du Ginkgo serait donc pour lui un ovaire à deux carpelles, possédant un ovule orthotrope sur une placentation basale. La cupule serait une formation discoïde ultérieure, dérivant d'un renflement de l'axe. Pour Baillon, la fleur des Conifères est insérée dans un axe à l'aisselle d'une formation foliaire. En 1884, il n'avait pas changé d'opinion, car dans sa grande *Histoire des plantes*, il est toujours de cet avis.

Van Tieghem [6], pour interpréter la fleur femelle des

[1] Brongniart, 1843. — [2] Schleiden, 1857. — [3] Eichler, 1863. — [4] Parlatore, 1864. — [5] Baillon, 1860. — [6] Van Tieghem, Ph., 1869.

Conifères, emploie uniquement la méthode anatomique. Cette méthode l'amène à constater que les faisceaux de la bractée et de l'axe floral (écailles ovulifères) sont orientés d'une manière différente. Dans la bractée, le bois est tourné vers le haut comme c'est le cas dans la feuille, l'écaille au contraire tourne son bois vers le bas. Les écailles simples des *Cupressinées* présentent un double système de faisceaux orientés de cette manière, ce qui prouverait une soudure de la bractée et de son produit axillaire. Pour Van Tieghem, le pédoncule floral du *Ginkgo* est le pétiole d'une feuille, produit par un axe rudimentaire qui se trouve à l'aisselle de la bractée. La fleur femelle serait donc un carpelle portant des ovules nus, dont le nombre correspondrait au nombre des lobes d'une feuille.

Strasburger[1] n'est pas de cet avis. Il considère la fleur femelle comme une inflorescence ayant autant de fleurs qu'elle présente d'ovules. La fleur proprement dite est réduite à un simple ovaire formé par deux carpelles soudés dès le commencement. L'axe de la fleur est terminé par le nucelle et est considéré comme un rameau axillaire secondaire de l'axe de l'inflorescence. La fleur n'a pas de cupule, et le renflement irrégulier qui se trouve à sa base paraît être formé plutôt de deux préfeuilles rudimentaires. Le noyau sclérifié de la semence du *Ginkgo* serait d'après Strasburger une lignification des parties internes de l'ovaire et bien qu'il ne s'y trouve pas de faisceaux, cet auteur homologue les côtes du noyau à la nervure médiane carpellaire. Il n'y a pas que la fleur des Conifères qui soit un bourgeon métamorphisé (sur un axe) mais l'ovule des *Cycadacées*, lui aussi, est un bourgeon métamorphisé (sur une feuille).

J'ai donné ici la manière de voir de Strasburger en 1872, elle n'a qu'un intérêt historique puisque cet éminent savant n'a pas craint de modifier son opinion en faveur

[1] Strasburger, Ed., 1872, loc. cit.

d'une théorie nouvelle. Dans le *Practicum* en 1897[1] il dit à propos des *Taxacées* que le nucelle est homologue au macrosporange et que le tégument n'est plus composé de deux carpelles, mais est une formation nouvelle survenue chez les *Phanérogames*. Au sujet du cône des *Conifères*, il expose deux théories : l'une considèrant le cône comme une fleur et l'autre comme une inflorescence, sans donner de préférence ni à l'une ni à l'autre.

Pour Sachs[2], les fleurs femelles naissent à l'aisselle de feuilles vertes se trouvant sur les rameaux courts latéraux. Chaque fleur consiste en un axe allongé en forme de pédoncule qui porte immédiatement au-dessous de son sommet deux ou plusieurs ovules latéraux. On ne trouve pas auprès des ovules de structures foliaires qu'on puisse considérer comme des carpelles, soit à cause de leur position, soit pour une autre raison. D'après lui, les ovules du Ginkgo seraient d'origine axile et naîtraient latéralement. Cet auteur dit dans la classification des ovules par rapport à leur position, que chaque ovule latéral peut être considéré comme équivalent à une feuille entière.

Warming[3] ne considère pas le mamelon ovulaire comme une feuille mais comme un lobe de feuille. Chez les *Conifères* et les *Cycadacées* qui forment le type gymnosperme, le nucelle, se développant tout autrement que chez les Angiospermes, serait enfoncé ou enfermé dans ce foliole ovulaire ; il est une formation nouvelle sur le mamelon ovulaire. Warming réfute Strasburger en affirmant qu'il n'existe selon lui aucun fait de nature à faire croire que le sporange des *Cycadacées* est inséré ou enfoncé dans un bourgeon né sur une feuille ; l'ovule des Conifères, étant construit de la même manière que celui des Cycadacées, serait donc aussi un sporange enfoncé dans un lobe foliaire. Il homologue la feuille carpellaire du *Cycas* à la partie fertile d'une feuille d'*Ophioglossum*.

[1] Strasburger. Ed., 1897. — [2] Sachs, J., 1874. — [3] Warming, 1878.

Warming pense que chez le Ginkgo l'organe ovulifère situé dans l'aisselle des écailles du bourgeon ou des feuilles, est composé de deux feuilles, soudées l'une à l'autre, qui appartiennent à un bourgeon axillaire ; Von Mohl avait démontré la même chose pour l'aiguille de *Sciadopitys*. Warming s'appuie comme Van Tieghem sur le fait que la face physiologiquement inférieure de l'organe ovulifère est tournée vers l'axe principal pour prouver que cet organe est de nature foliaire. Il dit qu'en général tous les organes reproducteurs des plantes vasculaires sont portés sur des feuilles.

Selon Delpino[1], les cônes des Conifères seraient des fleurs, la bractée serait un carpelle et l'écaille la partie fertile de celui-ci. Chez le Ginkgo par exemple, la rosette des feuilles d'un rameau court femelle devrait être considérée comme une fleur qui a autant de carpelles que de feuilles pourvues d'un organe ovulifère à leur aisselle. Delpino homologue l'organe ovulifère des Conifères avec le lobe fertile de certaines Cryptogames vasculaires, telles que les *Ophioglossées*, *Rhizocarpées*, etc. Il considère cette partie fertile comme résultant de deux lobes de feuilles qui, situés primitivement du côté latéral, se sont tournés du côté ventral et soudés ensemble. Il donne à ce cas le nom d' « antispermie » et l'oppose à la « pleurospermie », dans laquelle la partie stérile médiane et les deux parties latérales forment un tout.

Dans les « *Natürlichen Pflanzenfamilien* », Eichler[2] change en 1889 son opinion ; à cette époque, il n'admet plus deux téguments pour la fleur unique sur l'axe dépourvu de feuilles, mais il considère le renflement à la base de l'ovule comme un carpelle rudimentaire.

Celakowsky[3] place le *Ginkgo* dans le groupe des *Céphalotaxées* parmi les *Taxacées*. Son organe ovulifère est un axe au même titre que l'écaille des Abiétinées. Cet

[1] Delpino, 1889. — [2] Eichler, A. W., dans Engler et Prantl, *Natürl. Pflanzenfamilien*, 1889. — [3] Celakowsky, L., 1890.

axe possède trois feuilles comme chez les *Abiétinées*, les deux feuilles latérales sont réduites à des ovules et le carpelle médian qu'on trouve parfois en forme de petit mamelon, chez le *Ginkgo* ainsi que chez le *Cephalotaxus*, est stérile. Si ce mamelon médian était absent, nous n'aurions que deux feuilles transformées en ovules. Le fait que ce mamelon est quelquefois développé comme troisième ovule, placé en arrière des deux autres, montre qu'on ne peut pas l'interpréter comme sommet de l'axe. Celakowsky a remarqué que si l'axe ovulifère porte plusieurs ovules, les faisceaux se dirigeant vers ces ovules, sont disposés en cercle et tournent leur bois vers l'intérieur. Ces différents faits prouvent indiscutablement pour Celakowsky que l'organe ovulifère du Ginkgo est un axe ; il critique Delpino, d'après lequel le carpelle est tantôt une feuille, tantôt une bractée, ce qui n'est pas même le cas chez les Fougères. Celakowsky dit que nous sommes en présence d'une réduction de feuilles sur l'axe floral. Anciennement, l'axe possédait un beaucoup plus grand nombre d'ovules, et si ces ovules sont portés chacun par un pédicelle particulier, ce dernier se trouve donc être aussi bien funicule de l'ovule que pétiole du carpelle. L'ovule n'est alors pas autre chose que la transformation du limbe du carpelle ; et comme la feuille ordinaire du Ginkgo est bilobée, le carpelle peut l'être aussi, et produire alors deux ovules l'un à côté de l'autre.

Contrairement à Eichler, Celakowsky démontre que le renflement à la base de l'ovule n'est pas un carpelle rudimentaire, mais un bourrelet basal du carpelle, et qu'il est homologue au renflement qui existe à la base de l'ovule du *Cycas*. L'arille des autres *Podocarpées* et *Taxacées* correspond à l'enveloppe charnue des semences des *Céphalotaxées* et l'enveloppe charnue avec son noyau sclérifié correspondrait donc à l'arille des *Podocarpées* et *Taxacées* et à leur tégument interne. Celakowsky compare le rameau court femelle ou « brachyblaste » du *Ginkgo* avec le tronc d'une *Cycadacée*. Ces brachyblastes sont

encore ouverts, végétatifs, portant les fleurs à l'aisselle de bractées ou de feuilles ; la formation de cônes ou d'épis n'est pas du tout indiquée, tandis que chez les autres *Taxacées* où nous avons une distinction entre le rameau court et le rameau long, le rameau court devient épi ou cône.

Pour MASTERS [1] la fleur du Ginkgo consiste en un axe allongé, portant de chaque côté immédiatement au-dessous du sommet un ovule orthotrope ou macrosporange. Le test du macrosporange est entouré à sa base par un arille (sec à l'état adulte). Il attaque sur ce sujet ASA GRAY, qui avait dit dans sa « Structural Botany » que le disque mûr formait de la chair. La constatation faite par Van Tieghem que les faisceaux de la feuille et de l'organe ovulifère à son aisselle sont tournés de manière différente pousse Masters à admettre la théorie foliaire de C. DE CANDOLLE [2]. On sait que cet auteur considère la feuille comme un rameau à face postérieure atrophiée ; l'avortement a naturellement intéressé aussi le cylindre central de l'axe ; voilà pourquoi le faisceau tourne son xylème en haut, du côté ventral, et le phloème en bas, du côté dorsal. Si on applique cette théorie, dit Masters, à l'écaille des Conifères, la position du xylème et du phloème devient compréhensible. L'écaille serait un cladode ou axe modifié dont la partie dorsale ou extérieure a avorté, par conséquent, le faisceau tourne son xylème en dehors. On sait que dans le jeune bourgeon, la feuille et l'organe ovulifère à son aisselle sont extrêmement rapprochés. Si ces deux organes ont été complets dans les temps reculés, le manque d'espace pour un développement ultérieur a nécessité un avortement de la partie supérieure de la feuille, ainsi qu'une atrophie de la partie inférieure de l'organe ovulifère. Ces modifications se seraient perpétuées par hérédité, si bien qu'actuellement on ne s'en aperçoit plus.

[1] Masters, M. T., 1890. — [2] de Candolle, C., 1868.

Penzig [1] est d'accord avec Delpino pour considérer l'axe floral comme étant formé par les deux parties placentaires du carpelle, dont la partie médiane stérile est représentée par la feuille. Il avance en faveur de cette théorie la disposition des faisceaux fibro-vasculaires dans l'organe ovulifère, et il estime que les cas de division de celui-ci, comme le rapportent différents auteurs, ne sont pas contraires à cette interprétation. Pourquoi, par exemple, les lobes placentaires ne pourraient-ils pas porter deux ou plusieurs ovules ?

Fujii [2] a résumé en 1896 les différentes opinions sur la morphologie de la fleur du Ginkgo. Il ajoute à ces généralités quelques observations personnelles sur des cas tératologiques. Shiraï [3] avait découvert au Japon des fruits sur les feuilles normales du Ginkgo ; Fujii donne une description détaillée et des dessins de ce qu'il nomme « staminody » et « pistillody » ou « carpellody ». Deux vieux arbres au Japon, l'un mâle, l'autre femelle, présentaient de ces cas-là. Ces arbres produisaient des anomalies dans les organes floraux, mais pas dans chaque rameau court d'une branche, ni dans chaque feuille d'un rameau court. Le nombre des ovules ou sacs de pollen formés sur une seule feuille peut varier de 1 à 13 ou même plus, et leur formation a toujours lieu en partie aux dépens du tissu de la feuille. (Fig. 99 et 100).

S'ils se trouvent en grand nombre sur la feuille leur forme est irrégulière, tandis que s'ils sont peu nombreux et pas serrés leur forme est normale. Les ovules qui ont crû sur la feuille présentent aussi un arille qui passe peu à peu dans le limbe de la feuille, et sur sa pulpe on remarque une strie (fig. 99 g) qui correspond aux côtes du noyau ; d'après Fujii, ces côtes correspondent à la marge de la feuille carpellaire, c'est pourquoi elles n'ont ni faisceaux fibro-vasculaires, ni même des rangées spéciales de cellules. Les pétioles des feuilles portant des

[1] Penzig, O., 1894. — [2] Fujii, K., 1896. — [3] Shiraï, 1891.

ovules sont de taille normale, mais ceux qui portent des sacs de pollen sont souvent très réduits en longueur et en épaisseur. Fujii a observé, toujours sur les mêmes arbres, des axes floraux portant beaucoup d'ovules et pourvus

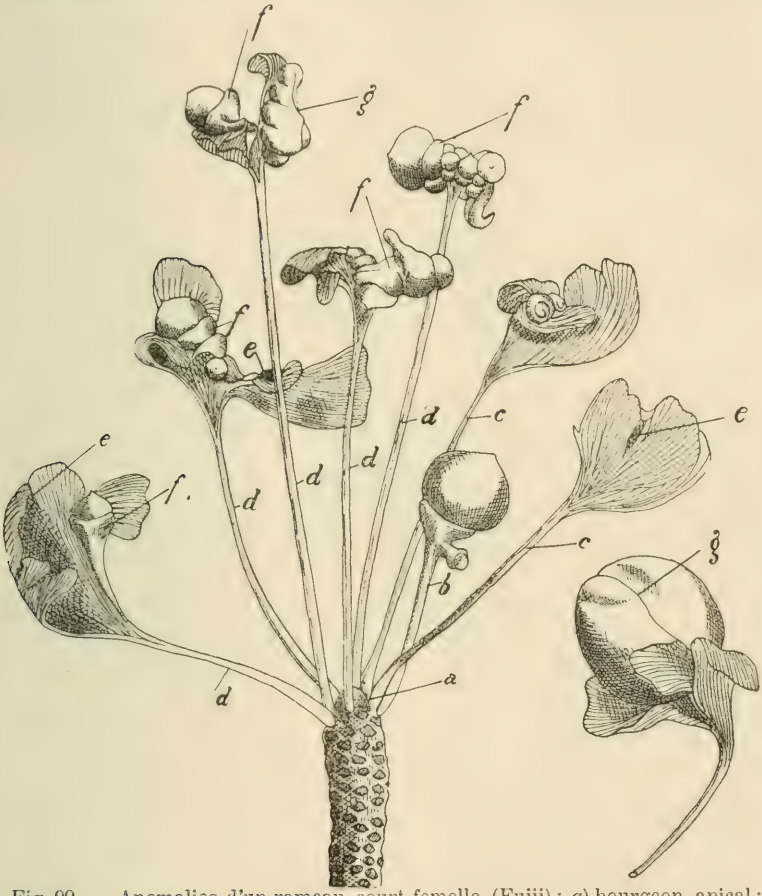


Fig. 99. — Anomalies d'un rameau court femelle (Fujii) ; *a*) bourgeon apical ; *b*) fleur normale ; *c*) feuille portant des excroissances irrégulières de tissu ; (*e*) *d*) feuille portant des ovules ; *f*) renflement à la base de l'ovule ; *g*) striation longitudinale sur la pulpe de la semence.

chacun d'un pédicelle. Il a trouvé un cas d'axe floral très intéressant. La tige de cette fleur était plus longue et plus épaisse que celle d'une fleur normale ; elle se terminait par un bouton à écailles. Ce fait est mis en avant par lui

contre la théorie de Van Tieghem. Il affirme que sur des rameaux courts à développement plus faible, on trouve souvent des fleurs à un seul ovule portées sur une tige fine ; les coupes transversales de ces tiges montrent nettement une structure de pétiole.

Dans les sections transversales d'un axe à plusieurs ovules, on trouve en général autant de faisceaux fibro-vasculaires que d'ovules, et chaque faisceau se divise en

Fig. 100. — Anomalies d'un rameau court mâle (Fujii), *d*) Fleur normale ; *e*) excroissance irrégul. de tissu ; *g*) feuille portant des anthères ; *h*) feuille normale.

deux avant d'entrer dans la petite tige de chaque ovule. Chaque petite tige présente donc la structure d'un pétiole : ces faits, ainsi que la formation des ovules sur les feuilles normales sont une preuve en faveur de la nature foliaire de l'ovule ; d'accord avec l'opinion de Van Tieghem, Eichler, Celakowsky, etc., et contraire à celle de Strasburger et d'autres qui le considèrent comme un organe de nature axiale, Fujii n'avance pas d'opinion sur la cause de la « staminody » et la « carpellody » des feuilles normales : mais il a remarqué que ces modifications sont le plus souvent associées à l'hypertrophie.

D'après ce que nous venons de voir, il se range à l'opi-

nion de Celakowsky. En ce qui concerne la phylogénie, Fujii compare le *Ginkgo* au *Cycas*; il relève leurs points de ressemblance, et propose de former pour le Ginkgo une famille qui serait une des quatre branches principales des Gymnospermes, mais qui cependant ne relierait pas les *Cycadacées* aux *Conifères*.

Une année plus tard, Engler[1], en effet, dans ses « *Nachträge zu den natürlichen Pflanzenfamilien* » en fait une famille à part et se trouve d'accord sur tous les points avec les résultats obtenus par Fujii.

Wettstein[2] est d'accord avec Celakowsky. Il examine surtout les anomalies et, en les comparant avec la fleur normale il arrive à cette conclusion que cette dernière est un axe possédant seulement deux carpelles transversaux qui, à leur tour, portent chacun un ovule. Par l'écartement des deux feuilles et la transformation de leur base en pétiole, nous arrivons à avoir des ovules pédicellés, et par la division des carpelles nous obtenons des fleurs à trois ou quatre ovules; si l'un des carpelles avorte, la fleur est uniovulée. Wettstein homologue les deux carpelles de l'axe floral avec les deux premières écailles d'un bourgeon axillaire sur un rameau long. J'ai déjà fait allusion à cette interprétation ingénieuse.

Velenowsky estime que c'est la meilleure explication de la fleur du Ginkgo qui ait été présentée jusqu'ici. De même que le bourgeon axillaire, la fleur femelle est un axe secondaire.

Worsdell[3] donne un résumé des différentes théories sur l'écaille séminifère et l'ovule des Conifères publiées jusqu'en 1897. Il exprime en peu de mots sa manière de voir, se déclarant d'accord avec la théorie de Celakowsky. Il lui semble que les anomalies fournissent des preuves suffisantes en montrant le passage très graduel de l'écaille séminifère aux deux ou trois premières feuilles d'un bouton axillaire.

[1] Engler, A., 1897. — [2] Wettstein, R. v., 1899. — [3] Worsdell, W. C., 1900.

Potonié[1] se demande si on ne pourrait pas considérer la fleur femelle de *Ginkgo* comme appartenant morphologiquement à la bractée, de même qu'on sépare la feuille de *Botrychium* en un lobe fertile et un lobe stérile. Il avance en faveur de cette manière de voir la ressemblance de la fleur du Ginkgo avec le sporophylle du *Cycas*. Les cas tératologiques de Fujii, tels que les sacs polliniques et les ovules sur les feuilles, lui semblent des preuves pour considérer l'organe ovulifère comme un «trophosporophylle». Il invoque aussi des données paléontologiques pour appuyer sa manière de voir, et il interprète une *Czekanowskia* décrite par Heer comme un trophosporophylle qui, fertile dans sa partie inférieure, est stérile dans sa partie supérieure, portant là des organes que Heer interprète comme des feuilles, mais que Potonié prend pour des lobes de feuille.

Gœbel[2] décrit la fleur femelle du Ginkgo (dans son *Organographie der Pflanzen*) comme un rameau axillaire dont les feuilles sont réduites dans le cas normal aux macrosporanges. S'il y a plus de deux sporanges et qu'ils sont chacun porté sur un pédicelle particulier, Gœbel pense que ce pédicelle est le pétiole d'un sporophylle dont la terminaison apicale est occupée par le sporange.

En 1900, Celakowsky[3] revient, dans un second mémoire, sur la question des sporophylles chez le Ginkgo. Il est le premier à remarquer que si les rameaux courts étaient hermaphrodites, les fleurs femelles seraient situées au-dessus des fleurs mâles. La multiplication des carpelles chez le Ginkgo, soit par division de ceux déjà existants, soit par la formation de nouveaux sporophylles est un indice de la haute antiquité de ce genre. La présence de pédicelles chez les axes à plusieurs ovules est un phénomène atavique. Ces pédicelles disparus dans les cas normaux du macrosporophylle sont présents chez le microsporophylle. Celakowsky est persuadé que la fleur

[1] Potonié, H., 1899. — [2] Goebel. K., 1900. — [3] Celakowsky, L., 1900.

femelle est un axe, puisque son anatomie est la même que celle de l'axe de la fleur mâle, et que, dans le cas normal, la fleur femelle possède deux carpelles tranversaux qui correspondent aux deux ovules.

Seward et Gowan [1] acceptent l'idée de Celakowsky, Gœbel et Fujii, suivant laquelle le pédoncule de la fleur femelle du *Ginkgo* serait un axe portant deux carpelles ou plus. L'arille serait homologue au limbe de la feuille et la partie charnue de la semence ne formerait qu'un seul tégument avec le noyau sclérifié. Pour renforcer leur opinion, ils étudient aussi des anomalies ; ils ont trouvé un axe extrêmement raccourci, ayant à son «apex» deux ovules pédicellés ; entre ces deux ovules, ils ont crû discerner un petit bouton, qu'ils prennent pour le sommet de l'axe. En faisant l'anatomie de cet axe très court ils ont trouvé des traces de cordons fibro-vasculaires. Ces auteurs décrivent un autre exemple anormal : un axe présentant trois ovules et un bouton latéral qui représentent, selon eux, trois ovules rudimentaires.

Coulter et Chamberlain [2] se rangent aux opinions de tous ceux qui admettent que la fleur femelle est un axe ; ils citent les différentes interprétations d'après Seward et Gowan et montrent un dessin pris dans Gœbel.

Morphologie de la fleur femelle

La fleur femelle naît de bonne heure comme une petite protubérance. Au commencement d'octobre déjà, on trouve à Genève des ovules avec indication du nucelle comme le montrent les figures 101 et 102. On les trouve à l'aisselle, soit d'une feuille normale, soit d'une autre feuille formant passage aux écailles. La succession des pièces qui constituent un bourgeon femelle est la suivante, en allant de l'extérieur vers l'intérieur : 1. des écailles brunes dont la

[1] Seward, A. C. and Miss Gowan J., 1900, loc. cit. — [2] Coulter, J. and Chamberlain Ch. J. 1903, loc. cit.

partie basale est encore charnue et verte ; 2. des écailles dont la partie brune diminue, par contre la partie charnue

Fig. 101. — Succession de fleurs femelles à l'intérieur du bourgeon.

verte augmente ; 3. des écailles vertes plus minces et qui portent quelquefois déjà une fleur à l'aisselle (fig. 102, 102 a et b) ; 4. des écailles plus minces et moins larges avec fleur à l'aisselle (fig. 101 a et 102 c ; 5. des feuilles normales avec fleur à l'aisselle (fig. 101 b, c, d, e, et fig. 102 d et e) ; 6. des feuilles normales sans fleur. A ces différents stades de développement la fleur ne contient pas de chlorophylle, tandis que les feuilles sont d'un vert pâle. Au sommet de la protubérance il se forme bientôt une dépression, et latéralement se pro-

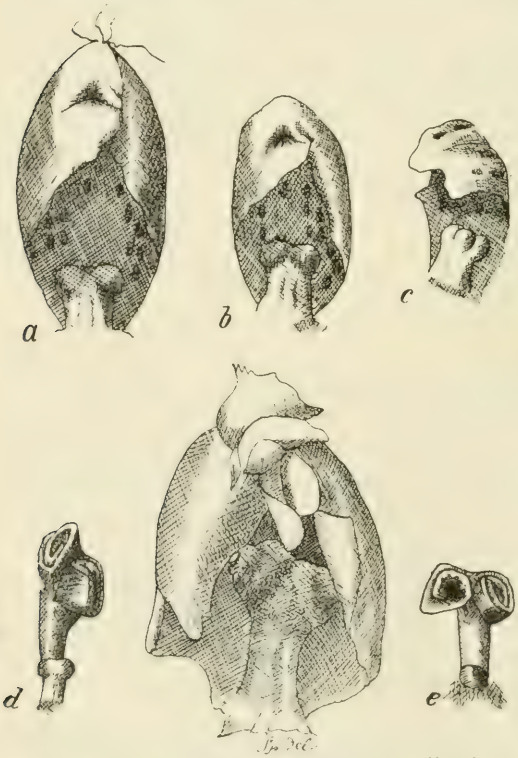


Fig. 102. — Succession de fleurs femelles à l'intérieur du bourgeon.

duisent deux renflements qui ont été interprétés quelquefois, ainsi que nous venons de le voir, soit comme deux feuilles réduites, soit comme les deux lobes réduits d'une feuille. Dans le cas le plus général, il se développe sur chacun de ces renflements un ovule, dont le tégument et le nucelle croissent simultanément (fig. 103). A la fin d'octobre, le nucelle est encore visible extérieurement et rappelle celui du *Stangeria paradoxa*, décrit par Lang[1] (fig. 104). Les cellules qui le constituent sont arrangées en séries verticales. Lang a observé la même disposition dans le *Stangeria*. Au-dessous de l'épiderme se produit une active division cellulaire qui refoule vers l'intérieur le futur tissu sporogène, et il est probable que les futures cellules mères du sac embryonnaire sont ainsi issues

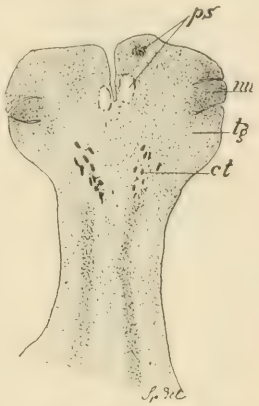


Fig. 103. — Section longit. d'une jeune fleur : ps. : poches sécrétrices ; nu. : nucelle ; tg. : tégument ; ct. : cellules à tannin.

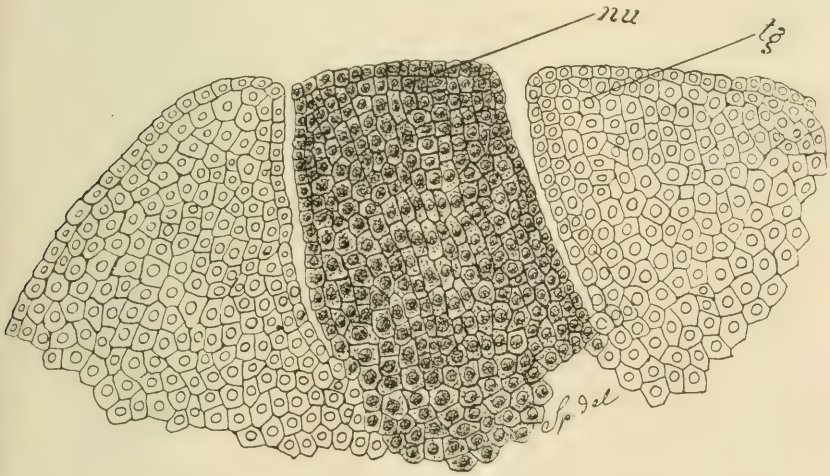


Fig. 104. — Section longit. au sommet d'une jeune fleur.

[1] Lang, W. H., 1901.

d'une cellule sous-épidermique. Ce tissu sporogène se forme au printemps, tout de suite après le premier éveil de la végétation. L'arrêt en automne et l'éveil au printemps dépendent naturellement de l'endroit et de la température où les plantes se trouvent. Le tégument ne tarde pas à croître plus vite que le nucelle et le recouvre bientôt complètement, laissant à son sommet une ouverture bilabiale, le micropyle. Parfois, cette ouverture est trilabiale ; c'est probablement le cas lorsque les semences sont destinées à avoir trois côtes (fig. 105 a).

Fig. 105 *a*). Jeune fleur à deux ovules.

L'archéspore se distingue par ses cellules plus grandes et plus différenciées (fig. 105 b). Le moment du développement varie beaucoup suivant les années plus ou moins chaudes. La différenciation dans l'archéspore consiste en un cytoplasme riche, granuleux et d'abord sans vacuoles avec de grands noyaux à un ou plusieurs nucléoles. Le nucelle perd dans la suite sa forme large au sommet et s'allonge en pointe. Dans cette partie supérieure commence, sous l'action de ferments, une destruction de cellules qui laissera vers le mois d'avril une chambre pollinique prête à recevoir le pollen. Au même moment, dans le tissu sporogène situé profondément dans le nucelle, on aperçoit une grande activité au niveau de l'insertion du nucelle ou même un peu plus bas. Les cellules mères du sac embryonnaire (tétraspo-

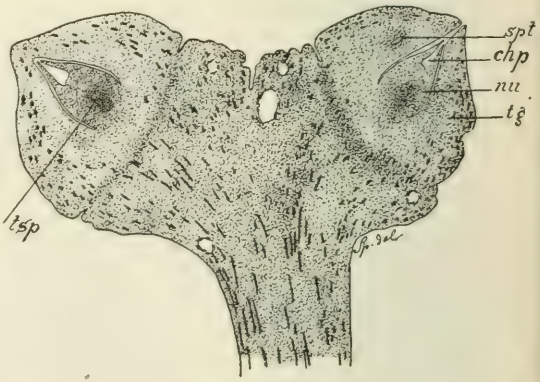


Fig. 105 *b*) — Sect. longit. d'une fleur femelle représentée par la fig. 105 *a*. tsp. : tissu sporogène ; chp. : chambre pollinique ; nu. : nucelle ; tg. : tégument ; spt. : sporange dans le tégument.

ranges) apparaissent, dans les années favorables, vers la fin d'avril.

Dans les préparations colorées avec de la fuchsine et du vert d'iode, on voit dans le tissu sporogène des cellules qui se distinguent des autres par leurs membranes épaissies, comme gélifiées, colorées en rouge, un cytoplasme moins granuleux et un noyau plus gros, situé du côté de la chambre pollinique (fig. 106). Ce sont les cellules mères du sac embryonnaire ou tétrasporanges. Dans le même tissu sporogène, j'ai rencontré plusieurs fois deux cellules mères ; elles sont toujours séparées par plusieurs assises de cellules, mais appartiennent à la même série longitudinale qu'on pourrait appeler série sporangiale. Ces cellules s'accroissent considérablement, se vacuolisent et divisent leur noyau, d'abord en deux, puis en quatre ou en trois, l'un des noyaux de la première division se divisant plus tard que l'autre ou même ne se divisant pas du tout. Il peut donc y avoir un stade avec trois noyaux dans une cellule (fig. 107 a). Les fuseaux des divisions nucléaires sont toujours obliques ; les membranes cellulaires ne se forment que quelques temps après. La division peut donner une série superposée de cellules filles ou tétraspores, ou bien une *disposition tétraédrique* (fig. 107 b). En 1872, Strasburger[1] avait déjà remarqué cette division en quatre de la cellule mère du sac embryonnaire ; Pax[2] s'est servi de ses recherches pour sa *Morphologie générale des plantes*. Chodat a bien voulu

Fig. 106. — Tissu sporogène avec deux cellules mères du sac embryonnaire gr. 400.

[1] Strasburger, Ed., 1872, p. 290, loc. cit. — [2] Pax, F., 1890, p. 272.

présenter en mon nom à la société de physique et d'histoire naturelle de Genève [1] en décembre 1905 une communication sur l'origine du sac embryonnaire du *Ginkgo biloba*. Elle traitait cette question un peu plus en détail et les résultats que je publie ici sont les mêmes, illustrés ici par des dessins que je n'avais pas fait paraître jusqu'à présent. Depuis lors, Miss CAROTHERS [2] a étudié le développement du gamétophyte ; ses observations confirment les miennes en y ajoutant certains faits, notamment sur le développement ultérieur du sac embryonnaire. HOFMEISTER mentionne l'existence de deux ou trois sacs embryonnaires superposés chez le *Taxus* et le *Pinus*. WARMING [3] a vu des choses analogues dans le *Juniperus Sabina*.

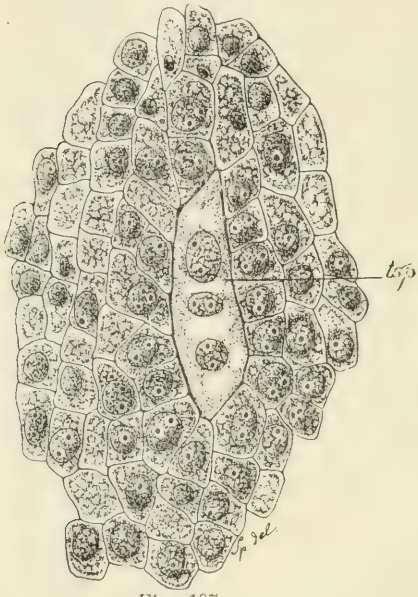


Fig. 107 *a*.
Tsp. : tétrasporange à 3 noyaux, gr. 425.

J'ai trouvé dans le tissu sporogène à la fin du mois de mai, donc à l'époque où le sac embryonnaire s'est constitué, des formations cellulaires comme les illustrent la fig. 108. Suggestionné par Hofmeister et Warming cités ci-dessus, je les avais interprétées au premier abord comme des sacs embryonnaires superposés résultés du développement de chacune des tétraspores de plusieurs tétrasporanges, mais je me suis rendu compte qu'elles ne sont

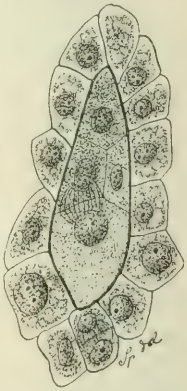


Fig. 107 *b*. — Tétrasporange. gr. 425.

[1] *Arch. d. sc. phys. et nat.*, t. XXI, Genève, 1905.
[2] Carothers, Miss J. E., 1907. — [3] Warming, 1878.

pas autre chose qu'un tissu sporogène retardé dans lequel la différenciation en tétrasporanges n'a pas eu lieu.

Au commencement du mois de mai, les ovules cueillis ont déjà reçu le pollen ; dans ce but, les deux lèvres se sont écartées et enduites d'un suc visqueux provenant probablement de la destruction des cellules qui ont fait place à la chambre pollinique. Après l'entrée du pollen, le micropyle commence à se refermer. A cette époque, la mégaspore se différencie du sac embryonnaire. Elle est généralement constituée par la cellule fille ou tétraspore la plus intérieure de la cellule mère ou tétrasporange, c'est-à-dire par la cellule la plus éloignée du micropyle (fig. 109). Cette cellule fille grossit beaucoup, elle refoule les autres et se vacuolise. Les tétraspores des autres tétrasporanges qu'on peut rencontrer dans le tissu sporogène ne se développent pas non plus. J'ai observé, dans la première division de la mégaspore, le stade métaphase (fig. 110). Les chromosomes sont volumineux et leur nombre est peu considérable ; je n'ai jamais pu le fixer exactement, ce doit être de 7 à 10. La membrane du sac embryonnaire, comme aussi celle des cellules qui le limitent, se colore très faible-

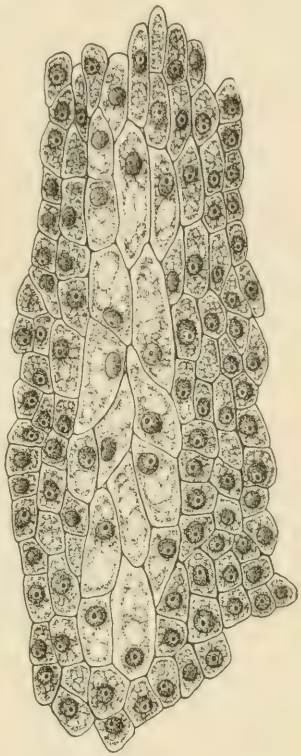


Fig. 108. — Tissu sporogène retardé d'un ovule à la fin de mai, gr. 400.

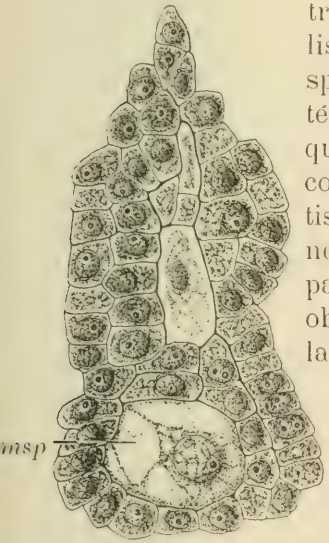


Fig. 109.— Origine du sac embryonnaire ou mégaspore. msp. : mégaspore.

ment. C'est le contraire de ce qu'on peut observer dans le tissu sporogène et surtout dans les cellules mères ou tétrasporanges. Cela prouve que des changements chimiques sont intervenus et que la membrane de la mégaspore est une formation nouvelle. On remarque, dans les noyaux des cellules entourant le sac embryonnaire, des nucléoles qui sortent presque des noyaux, comme s'ils étaient attirés vers le sac embryonnaire. Celui-ci, en effet, absorbe des quantités considérables de substances nutritives fournies par le tissu qui l'entoure, lequel sera plus tard presque entièrement absorbé (fig. 111). La mégaspore va se diviser très activement. Au milieu du mois sa grandeur a beaucoup augmenté (diamètres 310 et 260 μ) (fig. 112). Elle présente, autour d'une vacuole centrale très grande, une couche de cytoplasme mince dans laquelle se trouvent plusieurs noyaux libres d'albumen. Ces noyaux sont volumineux, de forme aplatie, et pourvus d'un grand nucléole entouré d'une cour. La figure 112 est une coupe pratiquée en long dans un ovule à deux nucelles ou mégarchidies (fig. 113). La partie charnue et le noyau pierreux de la semence seront communs aux deux nucelles, mais chaque gamétophyte se développera indépendamment et la semence donnera donc deux embryons ; ce n'est pas la polyembryonie dont il est question à propos de l'embryon. Ce fait est connu dans la littérature sous le nom de synspermie ; il a été signalé pour la première fois à propos du *Ginkgo* par Pirotta [1].

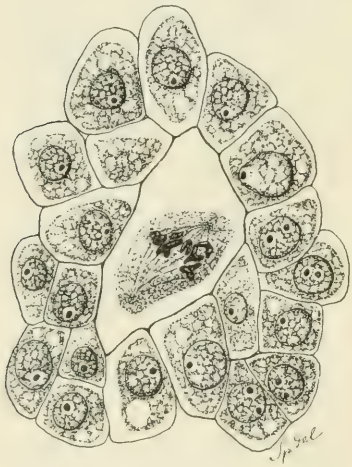


Fig. 110. — Première division du sac embryonnaire.

[1] Pirotta, R., 1893.

Le tissu sporogène possède quatre à six couches de cellules à grands noyaux, à cytoplasme vacuolisé et à membranes peu colorées. On peut y constater des divisions nucléaires, suivies à ce stade par des divisions cellulaires. Le fuseau cinétique est toujours oblique. Plus tard, la plaque cellulaire ne se formera plus entre les noyaux issus de la dernière division : nous avons alors deux noyaux par cellule. Je crois pouvoir affirmer que cette dernière division est directe : on peut y voir des noyaux étranglés (fig. 114). La vacuole paraît jouer un certain rôle dans la division. On trouve même des cellules à trois et quatre noyaux (fig. 114 *b*) ; les nucléoles, très nombreux à un moment donné, finissent par disparaître avec le développement du sac embryonnaire. Quelquefois, vers le bord du tissu sporogène, il y a encore indication d'une division indirecte, mais qui est loin d'être complète (fig. 114 *c* et *d*).

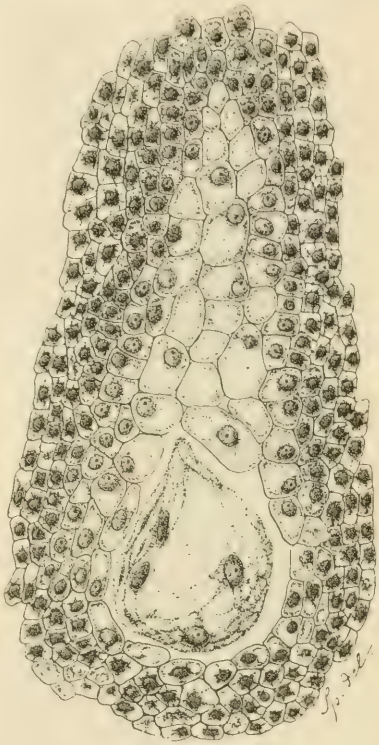


Fig. 111. — Sac embryonnaire à plusieurs noyaux (milieu du mois de mai). gr. 370.

En dehors du tissu nutritif, on a des cellules écrasées du nucelle marquant bien la limite de l'archéspore (fig. 112). Davantage vers l'extérieur, on voit des cellules du nucelle qui seront dans la suite, par l'accroissement de l'albumen, de plus en plus écrasées. Pendant tout ce temps, le tégument s'est beaucoup développé. A l'époque de la formation de l'endosperme, on peut déjà distinguer

trois régions différentes dans le tégument (fig. 115). Extérieurement, nous avons d'abord une couche épaisse, riche en cellules à tannin et poches sécrétrices, ensuite une région à petites cellules d'égale grandeur, qui

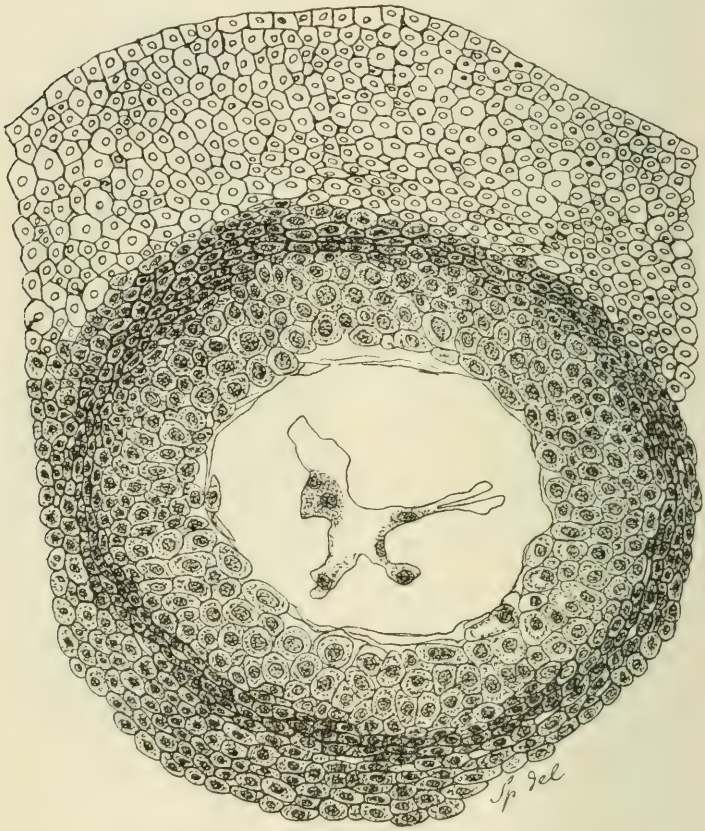


Fig. 112. — Sac embryonnaire fortement grossi.

s'épaissiront dans la suite pour former le noyau pierreux de la semence. A la base, ces cellules laissent un passage à deux faisceaux si le noyau a deux côtes, à trois s'il a trois côtes. On en voit l'indication chez des ovules déjà au milieu de juin. La semence du *Ginkgo* a toujours été considérée comme étant dépourvue de faisceaux. Miss

Carothers[1] les a signalés cette année, et, à peu près à la même époque, j'en avais fait l'examen. En dedans de la région qui donnera le noyau sclérifié, les cellules sont un peu plus grandes et à membranes moins épaisses. Elles constitueront la première peau brune qui, dans la semence mûre, reste généralement attachée au noyau. Dans cette région il y a, pendant le développement du sac embryonnaire, des divisions très actives, et j'ai pu y constater plusieurs fois de suite un fait assez bizarre dans des ovules récoltés à des époques différentes. Il s'y est formé, à côté du nucelle, une cellule identique à la cellule mère du sac embryonnaire (tétrasporange) du nucelle ; je l'avais interprétée au premier abord comme une cellule mère de sac embryonnaire anormale située dans le tégument (fig. 116). Le « tissu sporogène » est présent comme dans le nucelle, et quelquefois il y a « deux cellules mères » superposées (fig. 117) ; ici, elles se présentent en voie de division. Dans la fig. 116 et dans la fig. 118, les noyaux sont très grands, ils sont en repos et montrent un beau spirème. Le protoplasme est homogène, très finement granulé, et la membrane cellulaire est épaissie, comme cela arrive dans les cellules mères du sac embryonnaire. Cette formation du tissu sporogène dans le tégument coïncide toujours avec l'absence totale de cellules à tannin dans cette région intérieure qui est alors, à cet endroit, bien plus large que d'ordinaire (fig. 119). Les cellules entourant ces sporanges se divisent de manière normale et sans augmenter de volume (fig. 118).

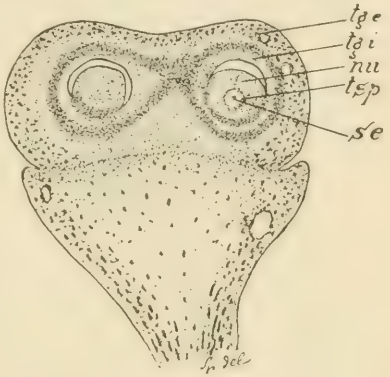


Fig. 113. — Sect. longit. d'un ovule à deux mégarchidies. tge. : tégument extérieur ; tgi. : tégument intérieur ; nu. : nucelle ; tsp. : tissu sporogène ; sc. : sac embryonn.

[1] Carothers, Miss J. E., 1907, loc. cit.

Warming[1] dit que « les cas tératologiques montrent toujours le funicule et les téguments transformés en un lobe de feuille sur lequel le nucelle est une création nou-

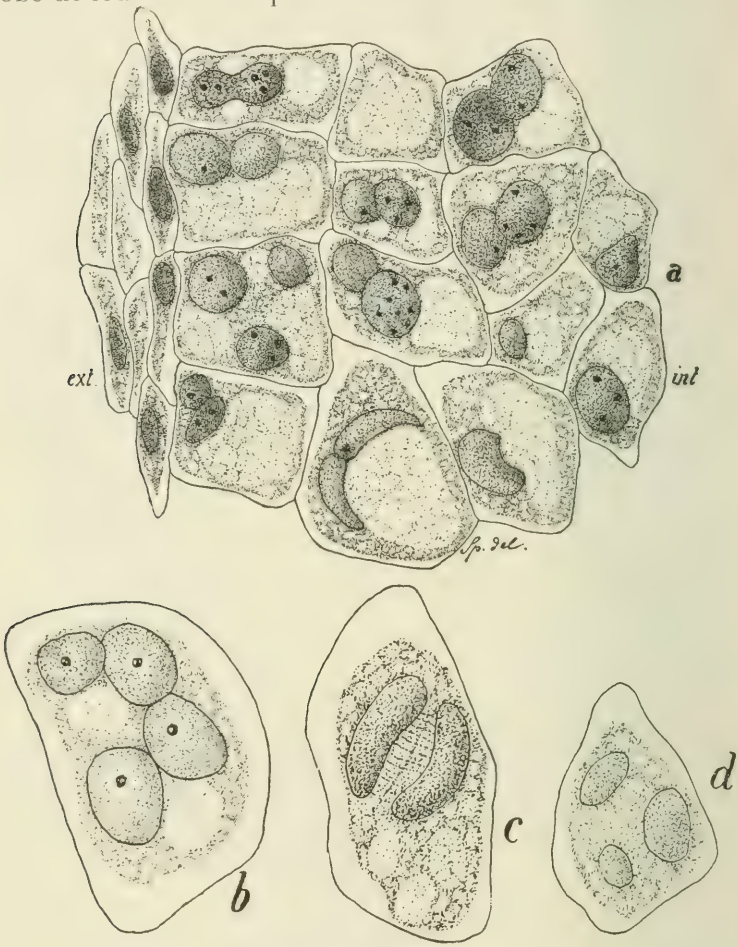


Fig. 114. — Cellules entourant le sac embryonnaire.

velle de la valeur d'une émergence ». J'ai constaté à plusieurs reprises deux nucelles dans un même ovule, et Peyritsch et Celakowsky[2] ont aussi observé deux nucel-

[1] Warming, 1878. — [2] Celakowsky, L., 1875.

les sur le même foliole ovulaire, le premier chez *Salix Caprœa* et le second chez *Alliaria* ; enfin Treub[1] considère l'ovule des Cycadacées comme un sporange enfoncé dans un lobe de sporophylle. Si l'on accepte cette manière de voir, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'un second tissu sporogène puisse se produire dans le sporophylle du *Ginkgo*, soit à sa base, soit sur les côtés dans le tégument. Cependant, ces singulières cellules se rencontrent si fréquemment que j'ai quelque peine à les interpréter toujours comme des cellules mères de sacs embryonnaires anormaux, et pourtant je ne saurais indiquer pourquoi certaines cellules du tégument intérieur prennent un tel développement sans autre résultat que d'enrichir ce tégument mou du côté supérieur du nucelle (fig. 120). Une chose est certaine : la présence de ces cellules coïncide avec l'absence de poches sécrétrices et de cellules à tannin.

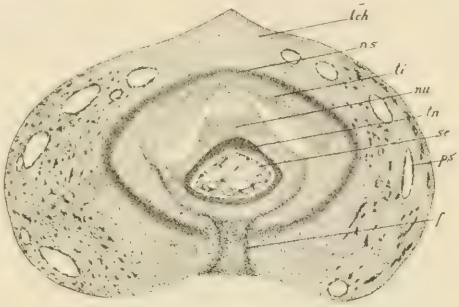


Fig. 115. — Sect. longit. d'un ovule (milieu de juin). tch. : tégument charnu ; ns. : noyau sclérifié ; ti. : tégument intérieur ; nu. : nucelle : tn. : tissu nutritif ; se. : sac embryonnaire ; ps. : poche sécrétrice ; f. : faisceau.

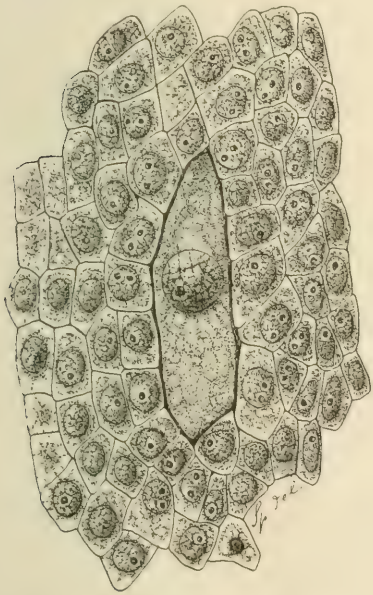


Fig. 116. — Tissu sporogène dans le tégument. gr. 400.

Vers la fin de juillet, les membranes se sont

[1] Treub, M. 1881.

formées dans le prothalle tout entier. Puisqu'elles se sont produites de l'extérieur vers l'intérieur, les dernières membranes au centre devraient se toucher et se souder pour constituer un tissu continu, mais ceci n'est pas le cas ; il reste au centre un petit espace vide, et l'embryon en s'agrandissant n'a pas de peine à pénétrer dans le prothalle. Ma section 120, faite à cette époque, montre très nettement les différentes parties de l'ovule. Le tégument possède trois régions distinctes. La plus extérieure qui est aussi la plus considérable est charnue, les poches sécrétrices y sont grandes et abondantes, les cellules à tannin de même ; et on y trouve aussi passablement de grains de chlorophylle et beaucoup d'amidon. L'épiderme contient des stomates et des cellules fibreuses. Dans la région suivante la sclérification des cellules a commencé. Au début, les épaississements sont réticulés, mais ils ne donnent aucune réaction avec la phloroglucine. Le noyau y est encore présent, cependant il montre comme le cytoplasma des signes de dégénérescence. Dans ces cellules, il n'y a ni chlorophylle, ni amidon. Cette région qui donnera le noyau pierreux forme une pointe à sa base, là où les faisceaux entrent. La formation du noyau paraît être en rapport avec le sytème hydro-vasculaire, car il commence à la base de l'ovule à l'endroit où pénètrent les cordons ligneux. Il doit être la continuation du tissu de transfusion qui entoure si abondamment les faisceaux dans l'arille. Nous verrons plus loin comment se forment les cordons ligneux dans la semence.

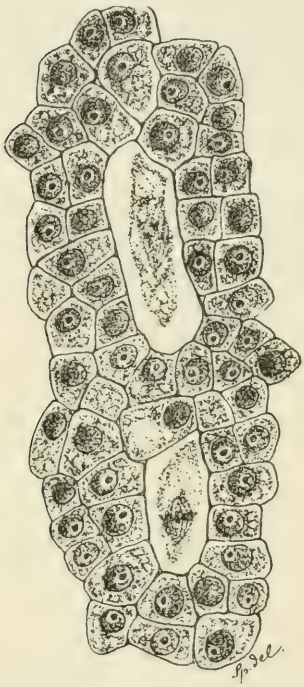


Fig. 117. — Deux sporanges superposés dans le tégument. gr. 400.

La troisième région du tégument consiste en cellules très appauvries, un peu allongées dans le sens longitudinal. L'épaisseur de la partie supérieure, là où se trouvait le soi-disant tissu sporogène anormal est bien plus considérable que celle de la partie inférieure. A la base entre le nucelle et le noyau, elle ne forme qu'une bande mince, composée de plusieurs couches de cellules. Dans toute cette région, il n'y a ni chlorophylle, ni amidon. Le nucelle a aussi beaucoup diminué d'épaisseur ; il est libre, c'est-à-dire non attaché au tégument dans sa partie supérieure, l'autre moitié, par contre, est soudée au tégument intérieur et sur la limite des deux corps se trouvent les hydrocytes réticulés du faisceau (fig. 120). Les cellules du nucelle contiennent de l'amidon mais en petite quantité.

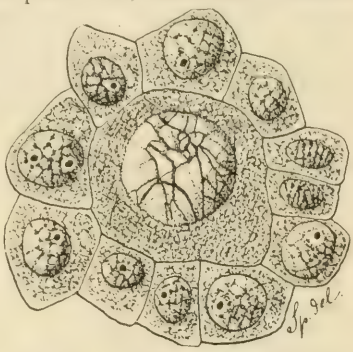


Fig. 118. — Sporange dans le tégument. gr. 600.

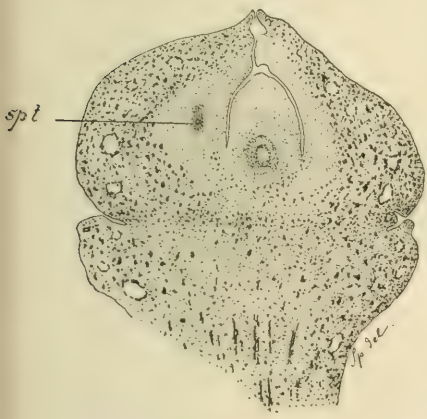


Fig. 119. — Section longit. d'un ovule montrant le tissu sporogène dans le tégument. spt. : sporange dans le tégument.

Il est singulier de voir le sac embryonnaire rempli d'un tissu complètement vert. La couleur verte y apparaît avec les premières cellules prothalliennes. Burgerstein [1], longtemps avant Miss Carothers, avait été frappé par ce fait d'autant plus remarquable que les embryons restent pendant toute leur vie intraséminale sans chlorophylle et les plantules ne

[1] Burgerstein, A., 1900.

verdissent pas dans l'obscurité comme cela arrive avec les plantules des autres Conifères sans exception. Molisch[1] n'a pas non plus constaté ce verdissement. Burgerstein a extrait la chlorophylle du gamétophyte et il a obtenu une solution fluorescente ; Miss Carothers a remarqué que cette solution montrait le spectre de la chlorophylle.

La plupart des Conifères ont un prothalle incolore et comme substance de réserve on y trouve d'après Burgerstein soit de l'aleurone et des huiles, soit de l'aleurone et de l'amidon, tandis que chez le Ginkgo c'est de l'amidon et, d'après Suzuki[2], aussi du saccharose. La présence ou l'absence d'amidon est souvent un caractère très important pour classifier des genres, des familles, voire même des ordres (Farinosae). Ici, cela a peut-être moins d'importance puisque les *Araucariacées* et le *Podocarpus* ont, d'après Burgerstein, le même caractère que le Ginkgo. Miss Carothers dit que les membranes minces des cellules du tégument, la pauvreté en chlorophylle et la présence de nombreuses et grandes cavités remplies d'un liquide clair et visqueux favorisent la transmission de la lumière jusqu'au gamétophyte. Les poches sécrétrices pourraient en effet être de quelque utilité, mais il reste néanmoins douteux que la lumière pénètre à travers le noyau sclérieux, les couches écrasées du tégument intérieur et du nucelle, et la double membrane du sac embryonnaire, dont la plus extérieure qui est très épaisse et dure, a été étudiée spécialement par Miss Carothers. Elle a trouvé

Fig. 120. — Sect. longit. d'un ovule (fin de juillet).

[1] Molisch, H., 1889. — [2] Suzuki dans Czapek, Fr., 1905.

des bâtonnets transversaux, et j'ai pu les discerner aussi. Dans les préparations à la triple coloration (Safranine, violet de gentiane, orange), ces bâtonnets apparaissent surtout en couleur bleue. A cette époque (fin de juillet), les archégones sont déjà constitués. La cellule œuf est très grande et possède un volumineux noyau en repos avec un nucléole. Les cellules prothalliennes qui entourent l'œuf sont allongées perpendiculairement à son grand diamètre et forment une espèce de palissade (fig. 121).

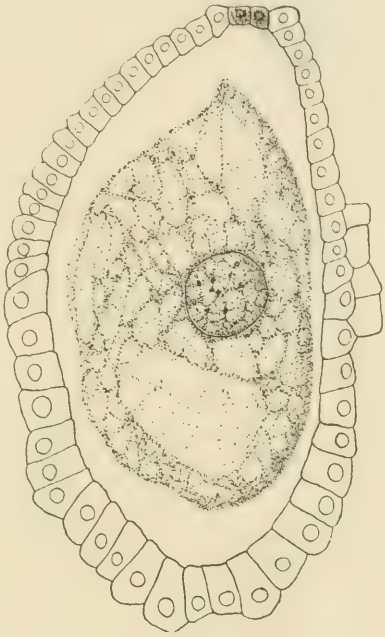


Fig. 121. — Cellule œuf avant la fécondation.

La semence mûre est de la grosseur d'une cerise et de couleur jaune d'or ; elle tombe de l'arbre en automne (fig. 122). Son enveloppe charnue a été étudiée plusieurs fois au point de vue chimique. D'abord par Peschier[1] qui y a trouvé un acide nouveau auquel il a donné le nom d'acide ginkgoïque ; ensuite par Schwarzenbach[2] d'après lequel elle contiendrait de l'acide butyrique. Cette enveloppe prend très vite une odeur rance très prononcée et désagréable. Deschamps[3] y a constaté des traces d'acide formique et caprylique ; il a cru aussi y trouver de l'acide propionique sans pouvoir l'affirmer. D'après Bergmann[4], la pulpe de la semence contiendrait encore de l'acide acétique et d'après Suzuki aussi du saccharose. Les faux fruits

[1] Peschier, 1818. — [2] Schwarzenbach dans Henkel, J. B. et Hochstetter, W., 1865. — [3] Deschamps, dans Czapek, Fr., 1905. — [4] Bergmann, dans Czapek, Fr., 1905.

une fois plantés dans la terre sont bientôt habités par des vers du genre Oxyuris qui trouvent là une nourriture qui leur convient.

La plupart des noyaux scléreux ont deux côtes

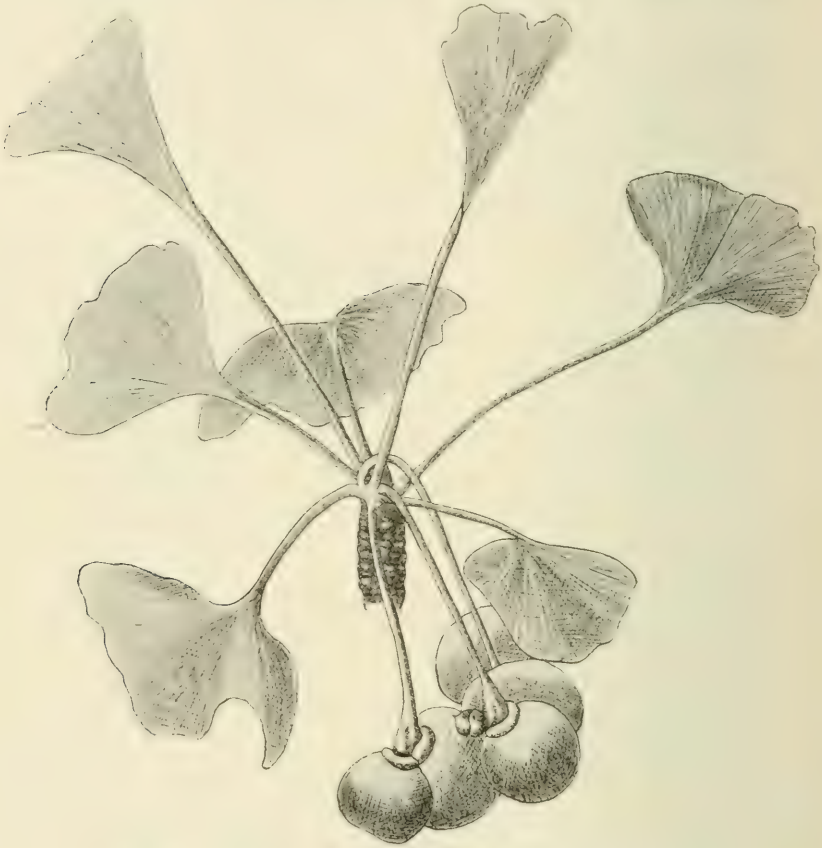


Fig. 122. — Rameau court femelle portant des semences mûres.

(fig. 123), mais on en trouve assez fréquemment qui en ont trois (fig. 124). Penzig [1] compare les semences à trois côtes à des semences de *Cycas*. L'endroit où le nucelle cesse d'être adhérent au tégument est marqué extérieu-

[1] Penzig, O., 1894.

rement sur le noyau scléreux par un sillon. Je parlerai plus loin à propos de l'anatomie de la fleur femelle de l'origine des côtes dans le noyau. J'ai vu des noyaux qui présentaient la forme illustrée par la figure 125. Ils possédaient deux gamétophytes réalisant la soudure de deux nucelles. Cette formation est connue comme nous l'avons déjà dit sous le nom de synspermie ; toutefois ce terme ne me semble pas très exact puisque ovule égale semence ou sperme et que dans le cas qui nous occupe les deux nucelles ont été contenus dès le commencement dans un seul ovule. Il n'y a pas ici soudure de deux ovules mais de deux nucelles. La figure 126 montre une semence dont une partie du noyau scléreux a été enlevée pour laisser voir les enveloppes membraneuses du gamétophyte. Nous avons d'abord une première enveloppe brune consistant en cellules écrasées qui descend un peu au-dessous de la moitié de l'albumen et correspond à la partie la plus intérieure du tégument. Ensuite, une seconde enveloppe, brune dans le haut, grise dans le bas et entourant tout le gamétophyte ; elle correspond au nucelle écrasé.

Fig. 123. — Noyau scléreux à deux côtes.

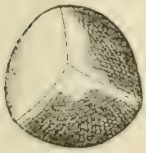


Fig. 124. — Noyau scléreux à trois côtes.

Fig. 125. — Noyau avec deux gamétophytes bien développés et distincts.

Fig. 126. — Semence mûre montrant les enveloppes membraneuses du gamétophyte.

Anatomie de la fleur femelle

Si nous pratiquons une section dans un rameau court femelle un peu au-dessous du point végétatif (fig. 127), nous remarquons un cylindre central de forme irrégulière annonçant la sortie

Fig. 127. — Sect. transv. dans un rameau court au-dessous du sommet.

de différents faisceaux. Dans le parenchyme cortical on aperçoit les traces foliaires qui vont dans les écailles ; il n'y a pas de poches sécrétrices à cet endroit ni même des cellules à tannin. A un niveau un peu plus élevé (fig. 128), on commence à discerner très nettement la formation des différents groupes de faisceaux destinés aux feuilles qui portent à leur aisselle l'organe ovulifère. Les faisceaux foliaires les plus extérieurs sont déjà doubles : chaque moitié entraîne en dehors du cylindre central deux ou plusieurs faisceaux destinés à devenir les faisceaux de l'organe ovulifère. En même temps apparaissent les cellules à tannin, fidèles accompagnatrices des cordon libéro-ligneux foliaires. Un peu plus tard encore (fig. 129) nous distinguons déjà cinq

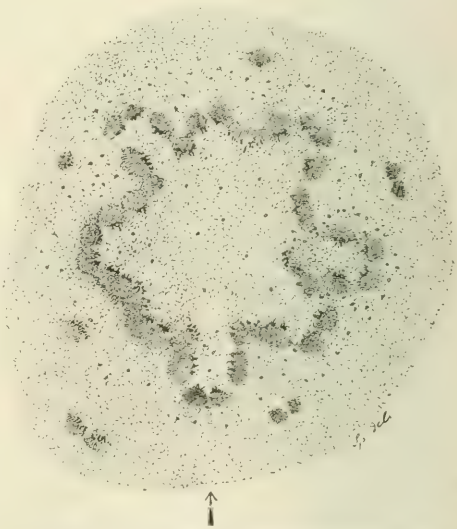


Fig. 128. — Sect. transv. dans un rameau court un peu plus haut que la fig. 127.

anneaux à peu près fermés dont chacun a deux faisceaux extérieurs bien définis et quatre à six faisceaux internes. Dans la moelle, il y a quelques poches sécrétrices. Chez un bourgeon plus jeune on rencontre déjà ces anneaux, mais les faisceaux qui les constituent sont seulement sous forme de méristème, le protoxylème n'y a pas encore paru (fig. 130). Les deux groupes de méristème extérieurs constituent le faisceau de la feuille, et les deux groupes intérieurs dans lesquels on distingue vaguement une division intérieure, sont les méristèmes du faisceau de l'organe ovulifère. Ces quatre groupes entourent une espèce de moelle à grandes cellules parenchymateuses, et je considère que les deux groupes intérieurs et les deux groupes extérieurs forment un axe. On voit (fig. 129), un peu en dedans des cinq anneaux de faisceaux plus

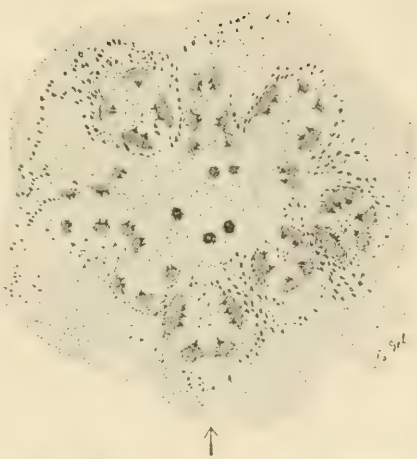


Fig. 129. — Sect. transv. dans un rameau court femelle un peu plus haut que la fig. 128.

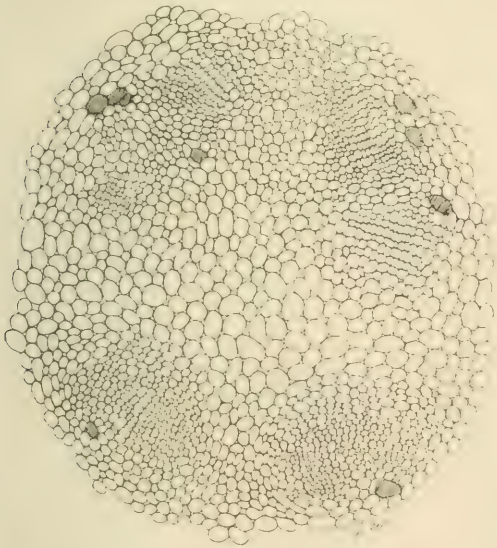


Fig. 130. — Différenciation des faisceaux d'un organe ovulifère et de la feuille au sommet de l'axe.

ou moins fermés, trois autres anneaux ouverts à l'intérieur et présentant une forme de cloche, et plus au centre encore des méristèmes de faisceaux destinés à des feuilles seules (fig. 131). Cette section est pratiquée un peu au-dessus du point végétatif. On y voit les faisceaux de la feuille et ceux du pédoncule rangés en forme de cercle et tournant le xylème vers l'intérieur ; ainsi il y a huit anneaux de faisceaux à l'intérieur desquels on remarque encore trois faisceaux foliaires et deux primordium de feuilles. La phyllotaxie dans cette coupe paraît être de 5/13.

Fig. 131. — Sect. transv. dans un rameau court femelle un peu plus haut que la fig. 129.

La figure 132, prise plus haut, présente déjà une feuille séparée de l'organe ovulifère placé à son aisselle ; les autres groupes marquent nettement la séparation du pétiole et du pédoncule, chez les plus extérieurs par une incision entre eux, chez les plus intérieurs seulement par un écartements de faisceaux. La dernière section pratiquée dans le bourgeon (fig. 133) à la hauteur où bractée et organe ovulifère sont

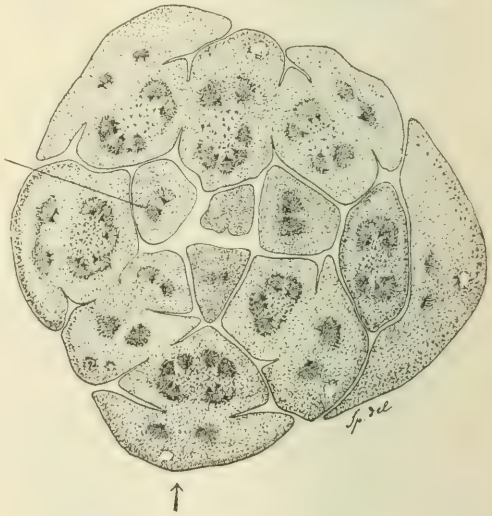


Fig. 132. — Sect. transv. dans un rameau court femelle un peu plus haut que la fig. 131.

séparés montre que les fleurs les plus extérieures naissent à l'aisselle d'organes foliaires. Les poches sécrétrices ont apparu aussi dans les pédoncules, les faisceaux sont toujours entourés de cellules à tannin, et dans le parenchyme cortical des pétioles et des pédoncules on trouve immédiatement au-dessous de l'épiderme les mêmes cellules à tannin. Ce bourgeon porte donc huit feuilles avec des fleurs à leur aisselle et au

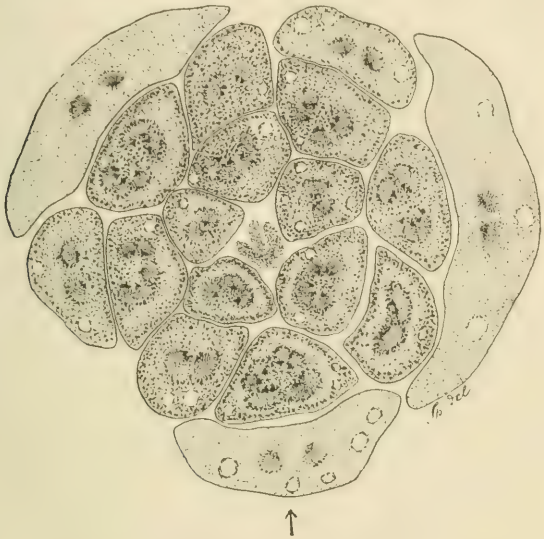


Fig. 133. — Sect. transv. dans un rameau court femelle un peu plus haut que la fig. 132.

centre quelques feuilles libres. Dans la fig. 133 l'arrangement des pièces est nettement du type $^3/_8$ sur une spirale qui va de droite à gauche. Il y a donc eu déviation sur un espace très court puisque nous avons constaté dans la fig. 131 le type $^5/_{13}$. Ce fait parle en faveur de la théorie de C. de Candolle[1] d'après laquelle l'angle de divergence augmente avec l'allongement de l'axe. Dans les bourgeons femelles la spirale va généralement de droite à gauche.

[1] de Candolle, C., 1868, loc. cit.

Si nous faisons l'anatomie de l'axe floral adulte, nous trouvons pour la fleur normale à deux ovules deux faisceaux disposés presque en cylindre central (fig. 134) laissant pourtant du côté dorsal ou inférieur une ouverture plus grande, qui se tourne vers la feuille, et était occupée à l'origine par les faisceaux de cette feuille. Chaque faisceau est séparé par de nombreux rayons

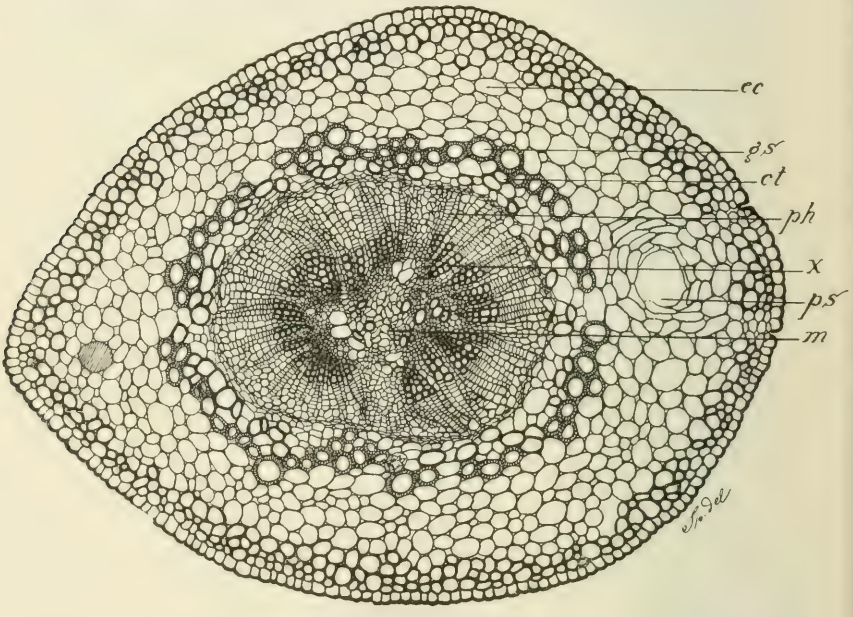


Fig. 134. — Sect. transv. d'un pédoncule adulte à sa base.
éc.: écorce; gs.: gaine scléreuse; ct.: cellule à tannin; ph.: phloème; x.: xylème; ps.: poche sécrétrice; m.: moelle.

médullaires en une dizaine de groupes de xylème et se continue à l'extérieur en un liber considérable dont les rangées de cellules sont séparées par les mêmes rayons médullaires. Dans ce liber, on rencontre parfois des cellules à oxalate de Ca, des sacs à tannin, et au pourtour, le protophloème à cellules écrasées. Le faisceau tout entier est entouré par une gaine de cellules sclérifiées mélangées à des fibres, des sacs à tannin et des cellules à oursins d'oxalate de Ca. Les cellules à tannin.

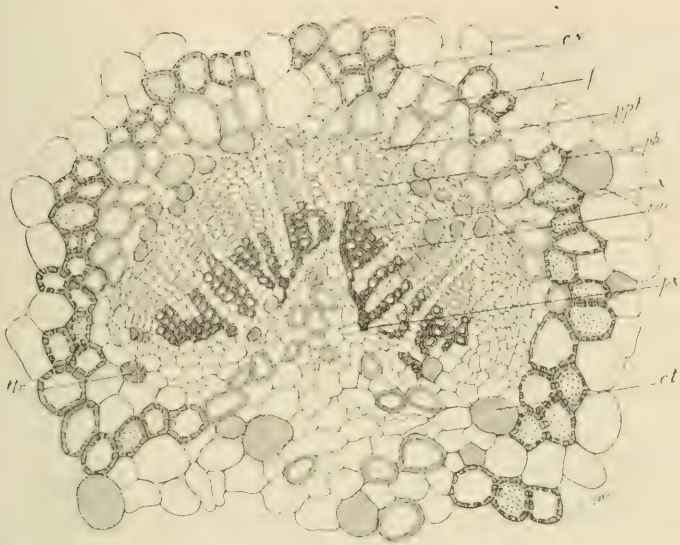


Fig. 135. — Sect. transv. de la moitié d'un faisceau au milieu du pédoncule. gr. 105. gs.: gaine sclérreuse; f.: fibres; pph.: proto-phloème; ph.: phloème; x.: xylème; rm.: rayon médullaire; px.: protoxylème; ct.: cellule à tannin; ttr.: tissu de transfusion.

Fig. 136. — Schéma d'une sect. transv. au sommet d'un pédoncule.

à membranes très épaisses, se trouvent aussi dans la moelle. Le parenchyme cortical est constitué par de grandes cellules parenchymateuses, dans lesquelles on trouve quelquefois des poches sécrétrices. Au-dessous de

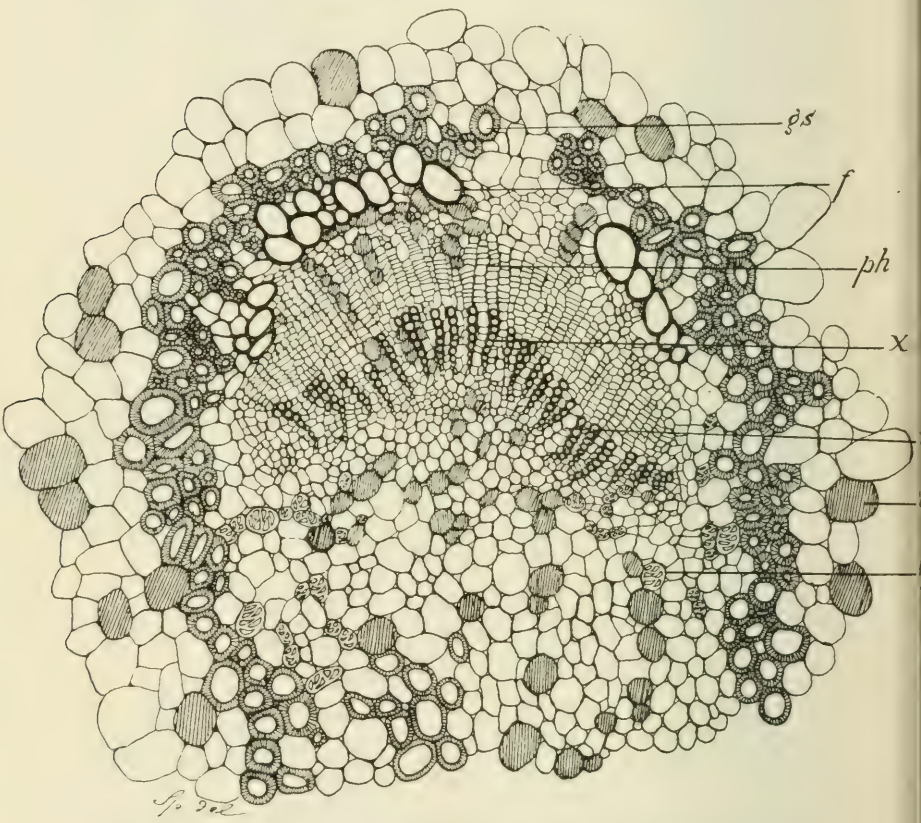


Fig. 137. — Sect. transv. de la moitié d'un faisceau au sommet du pédoncule. La signification des lettres est la même que dans la fig. 135. gr. 90.

l'épiderme, on rencontre de nouveau des cellules à tannin, à membranes cutinisées. Dans l'épiderme il y a des stomates.

La fig. 135 représente la moitié du double faisceau au milieu de l'axe ; on y voit les mêmes éléments disposés de la même façon que dans la fig. 134 avec

cette différence que l'arrangement du faisceau en forme de dôme est devenu un arrangement en forme de toit indiquant à son angle aigu le commencement d'une bifurcation. En face de cet endroit les cellules de la gaine ne sont pas sclérifiées et le rayon médullaire qui sépare les deux moitiés du faisceau est beaucoup

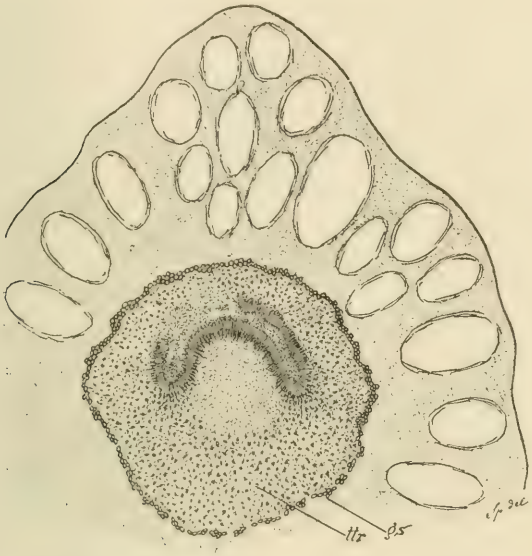


Fig. 138. — Schéma d'une sect. transv. d'un faisceau ovulaire prise dans l'arille. gs. : gaine sclérifiée ; ttr. : tissu de transfusion.

plus large. Les côtés du faisceau sont flanqués de quelques éléments de tissu de transfusion.

Plus haut, dans le pédoncule (fig. 136), le nombre des poches sécrétrices et des cellules à tannin augmente énormément. En même temps, le pédoncule s'élargit et les faisceaux s'écartent. Dans la fig. 137, nous voyons le xylème divisé par les rayons médullaires en groupes beaucoup plus nombreux que plus bas, et tout le faisceau est arrangé en forme de circonflexe; le tissu de transfusion a considérablement augmenté, et dans l'arille (fig. 138), il y en a une telle quantité que l'autre bois est

en très faible proportion. Les ailes du faisceau se sont repliées sur elles-mêmes du côté extérieur, de sorte que le bois dans cette partie de l'aile tourne en dehors. Le tissu de transfusion, partant des flancs, a suivi ce mouvement et accompagne les ailes du faisceau. Il forme à présent un anneau autour du centre occupé par le

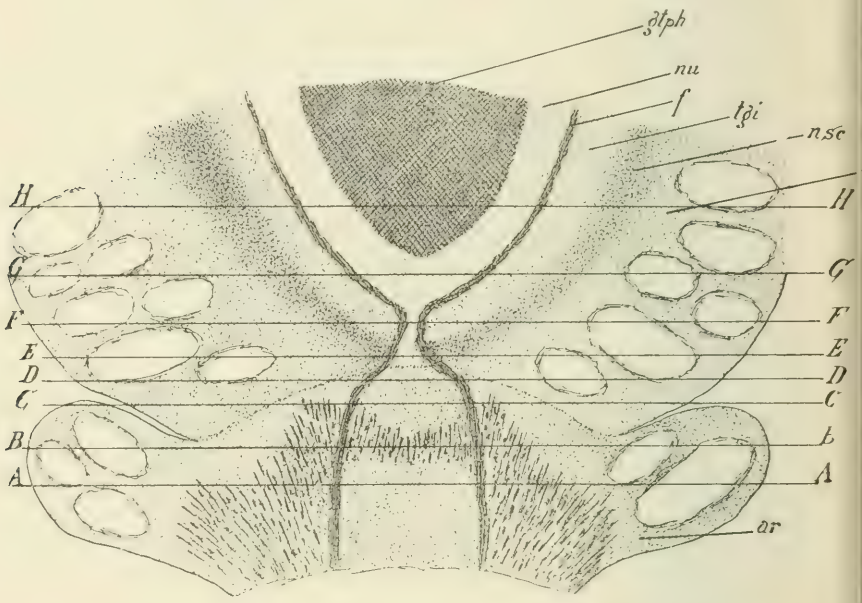


Fig. 139. — Section longit. de l'arille et de la base de l'ovule.
gtph. : gamétophyte ; nu. : nucelle ; tgi. : tégument int. ; nsc. ; noyau scléreux ; tgch. : tégument charnu ; a. : arille.

faisceau, et le tout est entouré d'une gaine lignifiée. On peut se demander pour quelle raison on interpréterait cette formation comme du bois centripète puisque le parenchyme qui se trouve au centre, vis-à-vis du xylème, est complètement dépourvu d'éléments de transfusion. Le parenchyme cortical de l'arille possède de grandes poches sécrétrices très nombreuses.

La fig. 139 est une section longitudinale pratiquée dans l'arille et la base de l'ovule d'une semence récoltée au milieu d'août. Avec l'aide de cette figure on com-

prendra aussi les sections transversales. Nous avons dans l'arille un double cordon libéro-ligneux entouré de beaucoup de tissu de transfusion. Vers le sommet de l'arille, le tissu de transfusion se mélange complètement

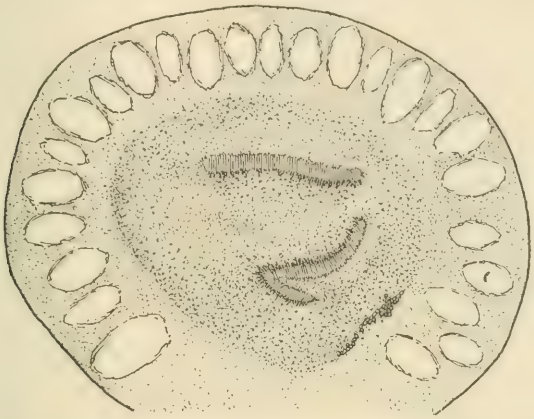


Fig. 140. — Schéma d'une sect. transv dans l'arille un peu plus haut que la fig. 138 c'est-à-dire au plan AA de la fig. 139.

au faisceau et se résorbe finalement; deux cordons qui sont la continuation du double cordon de l'arille, entrent dans la base de l'ovule qui est déjà occupée par le noyau scléreux. Dans celui-ci les deux cordons convergent et cheminent l'un à côté de l'autre jusqu'à la base du nucelle où ils s'écartent l'un de l'autre et s'insinuent entre le nucelle et le tégument extérieur. Au niveau du plan AA (fig. 140), la gaine du faisceau a presque complètement disparu, et les éléments de transfusion ont diminué. Le faisceau, unique en entrant dans l'arille, s'est divisé en deux. Une coupe

Fig. 141. — Schéma d'une section transv. au plan BB de la fig. 139.

faite par le plan B B (fig. 141) montre un faisceau d'éléments mélangés, formant un cercle. Les extrémités des deux cordons se sont rejointes et le tissu de transfusion est ainsi répandu tout autour du phloème ; il a beaucoup diminué et il est parfois ramassé en îlot. On trouve les mêmes éléments dans la moelle, si on peut donner ce nom à l'espace renfermé par le faisceau. Le plan C C (fig. 142) passe à l'endroit où le faisceau soudé peu avant dans le sens longitudinal, se divise transversalement en deux groupes qui sont encore entourés (surtout du côté extérieur) par le tissu de transfusion. Le plan D D (fig. 143) passe par le sommet de l'arille, là où l'ovule, un peu flétri, se sépare facilement de lui. Les deux groupes de xylème se sont rapprochés et sont entourés chacun par quelques éléments du tissu de transfusion ; c'est ainsi qu'il passe dans l'ovule. Les deux cordons commencent par se rapprocher

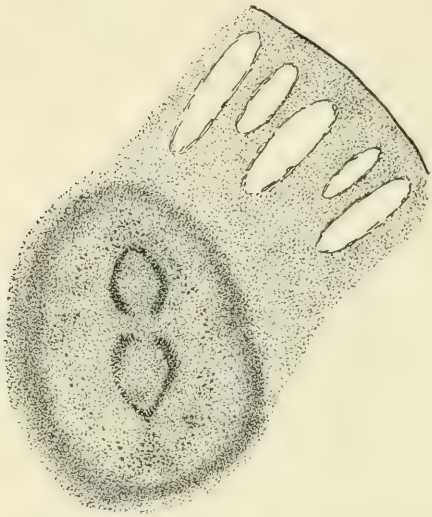


Fig. 142. — Schéma d'une section transversale au plan CC de la fig. 139.

Fig. 143. — Schéma d'une sect. transv. au plan DD de la fig. 139.

et passent un peu obliquement dans le noyau sclérifié qui arrive à cet endroit jusqu'à la base de l'ovule. Ici ce noyau est déjà complètement sclérifié au mois d'août et montre, avec la phloroglucine, une belle coloration rouge cerise. Au plan E E (fig. 144), les deux cordons sortent du noyau pierreux et se rapprochent encore davantage. Au plan F F (fig. 145), ils cheminent jusqu'à la base du nucelle. Là, ils s'écartent et se divisent en plu-

Fig. 144. — Schéma d'une sect. transv. au plan EE de la fig. 139.

Fig. 145. — Schéma d'une sect. transv. au plan FF de la fig. 139.

Fig. 146. — Schéma d'une sect. transv. au plan GG de la fig. 139.

sieurs filaments qui passent à la face interne du tégument intérieur, entourant ainsi le nucelle dans un manteau d'hydrocytes. Ce sont des éléments réticulés de la même nature que les cellules du tissu de transfusion ou le premier métaxylème, c'est-à-dire des éléments réticulés qui viennent tout de suite après les trachées annelées et spiralées. Le plan G G (fig. 146), qui passe à travers la base du nucelle, présente une vingtaine de petits groupes d'hydrocytes; plus haut, dans la région du gamétophyte,

au plan H H (fig. 147), nous en avons une série continue. Ici le noyau cesse d'être sclérifié. Les deux extrémités indiquant les côtes de la semence montrent seules une réaction avec la phloroglucine. C'est à partir des côtes que la sclérification se produit.

A l'endroit où le nucelle se sépare du tégument, c'est-à-dire à mi-hauteur de la semence, les hydrocytes s'ar-

Fig. 147. — Schéma d'une sect. transv. au plan HH de la fig. 139.

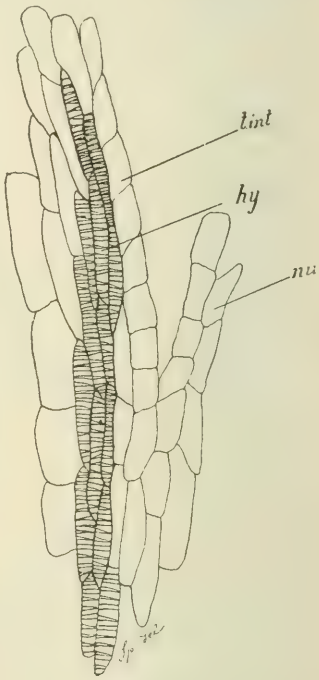


Fig. 148. — Séparation du nucelle et du tégument int. avec hydrocytes dans ce dernier. t. int. : tégument int. ; nu. : nucelle ; hy. : hydrocytes.

rêtent quelquefois, mais parfois aussi ils continuent sur une certaine longueur du tégument (fig. 148), ce qui prouve qu'ils appartiennent à celui-ci. Miss Stopes[1] en étudiant les semences des Cycadacées, a trouvé le même phénomène chez le *Cycas circinales* et le *Zamia obliqua*.

[1] Stopes, Miss M. C., 1904.

Dans le tégument extérieur de la semence, il n'y a pas d'éléments conducteurs. Ce fait sépare complètement les semences du *Ginkgo* des semences de *Cycadacées* et de *Taxacées* : celles-ci ont des faisceaux non seulement dans la partie intérieure mais aussi dans la partie extérieure du tégument[1]. J'ai déjà dit que le noyau scléreux me paraît être en rapport avec le tissu de transfusion de l'arille ; il est sa continuation dans l'ovule. Au commencement, les cellules qui le forment ne montrent pas nettement le caractère de cellules pierreuses (fig. 149). Les cellules à l'intérieur du noyau sont tout simplement des cellules parenchymateuses, à membranes épaissies, possédant des

Fig. 149. — Cellules parenchymateuses à ponctuations simples à l'intérieur d'un noyau pierreux en voie de formation.

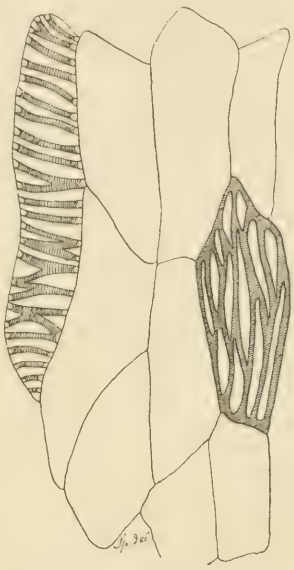


Fig. 150. — Cellules à épaississements réticulés à l'extérieur d'un noyau pierreux en voie de formation.

Fig. 151. — Cellules pierreuses d'un noyau de semence mûre.

[1] Oliver, F. W., 1903.

ponctuations simples, tandis qu'à l'extérieur les éléments sont beaucoup plus allongés, à épaississements réticulés, et rappellent les éléments du tissu de transfusion et les trachées réticulées du métaxylème (fig. 150). Lorsque la semence est complètement mûre, c'est-à-dire au moment où elle tombe de l'arbre, le noyau pierreux est constitué par des cellules figurées dans la section 151.

Dans les semences à trois côtes le parcours des faisceaux libéro-ligneux est pareil, avec cette différence que nous avons trois faisceaux entrant dans l'ovule au lieu de deux. Ces trois faisceaux sont le résultat, soit de trois cordons libéro-ligneux entrant dans l'arille, soit de deux cordons d'inégale grandeur. Le fait que trois faisceaux entrant dans la même semence donnent naissance à un noyau à trois côtes prouve que celui-ci est en rapport intime avec les cordons ligneux.

Anomalies de la fleur femelle

Avant de décrire les cas qu'on place en général dans les anomalies, il me semble utile d'attirer l'attention sur la valeur de ce terme. On peut comprendre sous le nom d'anomalies tous les cas sortant de la norme, c'est-à-dire contraires aux règles connues et établies par les hommes comme lois plus ou moins générales de la nature. Ce sont des cas exceptionnels; il faut distinguer entre les cas qui peuvent plus ou moins être ramenés aux lois connues et les autres qui sont encore inexpliqués et constituent des cas tératologiques. Les premiers, ceux pouvant être ramenés à des lois connues, sont les anomalies proprement dites. On peut les diviser en deux catégories : les premiers n'étant que des variantes de structure qui ne causent pas de préjudice à l'espèce ; les seconds, également des variantes de structure qui empêchent certaines fonctions normales de s'accomplir, sont alors des monstruosités.

Les anomalies peuvent être occasionnées par des influences diverses. Celles qui sont causées uniquement par le milieu ambiant ne rentrent pas dans cette étude. Nous n'aurons affaire ici qu'à des variantes de structure dont la cause première réside dans la nature de l'espèce elle-même.

Les anomalies dont je vais parler sont de nature atavique ou peut-être quelquefois des phénomènes de mutation ; les caractères latents se sont développés sous l'influence du milieu ambiant.

J'ai examiné un grand nombre de bourgeons de rameaux courts femelles, 28 % seulement avaient des fleurs normales. 72 % étaient des bourgeons dans lesquels les fleurs normales étaient mélangées à de nombreux cas de structure variée. Sur plusieurs centaines de fleurs, 84 % étaient normales, et les autres anormales. Je dois ajouter que ces fleurs provenaient d'un arbre relativement jeune. D'après un examen superficiel d'un arbre beaucoup plus âgé, il m'a semblé que les cas d'anomalie y étaient bien plus nombreux.

Les dix cas que j'ai observés sont, morphologiquement, les suivants : *1°* 10,5 % ont trois ovules sessiles au lieu de deux ; *2°* 4 % ont deux ovules dont chacun est pédicellé ; *3°* 2 % présentent trois ovules sur deux pédicelles : un ovule solitaire et deux ovules soudés ; *4°* 1 % n'a qu'un seul ovule sur un axe ; *5°* 0,8 % ont six ovules pédicellés sur un axe ; *6°* 0,5 % possèdent quatre ovules soudés au sommet de l'axe ; *7°* 0,2 % montrent quatre ovules qui sont soudés par deux sur un pédicelle ; *8°* 0,2 % ont quatre ovules pédicellés ; *9°* 0,2 % ont six ovules pédicellés et le septième au sommet est sessile ; *10°* 0,82 % ont trois ovules pédicellés.

Il m'a semblé important d'examiner le parcours des faisceaux dès leur apparition dans les anomalies. Prenons le cas le plus fréquent, celui où l'on rencontre trois ovules au sommet de l'axe (fig. 152). Ces fleurs se trouvent, en général, vers l'intérieur du bourgeon, comme

Wettstein[1] l'avait fort bien remarqué. Il y a à la base de l'axe deux groupes de faisceaux; chacun de ces groupes indique par la division du xylème en quatre points plus ou moins tournés dans la direction de la feuille une séparation en quatre parties. Plus haut, les deux extrémités supérieures se détachent de leur groupe respectif et viennent se rejoindre ; elles forment le double faisceau qui ira dans l'ovule antérieur. Les trois parties qui restent de chaque côté se rejoignent aussi et forment deux doubles faisceaux destinés aux ovules latéraux.

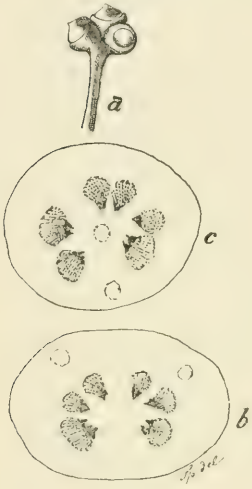


Fig. 152. — *a*) axe à 3 ovules sessiles au sommet; *b*) schéma d'une section transversale à la base de l'axe; *c*) schéma d'une sect. transv. plus haut dans l'axe.

Le cas qui présente quatre ovules sessiles sur l'axe est moins fréquent, mais il offre, d'après les auteurs, une certaine parenté avec celui que je viens de décrire (fig. 153). J'ai trouvé à la base de l'axe trois faisceaux dont deux sont constitués par trois groupes de xylème et le troisième par six. Plus haut ce dernier faisceau se divisera en deux, et nous aurons en tout quatre faisceaux comme nous avons quatre ovules. Dans ces deux cas il me semble qu'il y a eu division indiquée dès le commencement par la vigueur du faisceau qui s'est divisé.

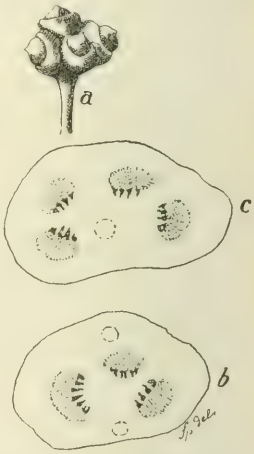


Fig. 153. — *a*) axe à quatre ovules sessiles au sommet; *b*) Schéma d'une sect. transv. à la base de l'axe; *c*) schéma d'une section transv. plus haut dans l'axe.

[1] Wettstein, R. v., 1899, loc. cit.

Le troisième cas (fig. 154) montre deux ovules dont chacun a un pédicelle propre. Chez de toutes petites fleurs de cette catégorie récoltées au mois d'octobre j'ai trouvé entre les deux pédicelles le mamelon signalé et dessiné par WETTSTEIN et d'autres (e) mais aucune des fleurs plus âgées dont j'ai étudié l'anatomie n'en possédait. J'ai pris ce mamelon chez la jeune fleur pour une poche sécrétrice qui, sur les parties délicates, est souvent proémi-

Fig. 154. — *a*) axe à deux ovules pédicellés; *b*) et *c*) schémas de sect. transv. prises à la base de l'axe; *d*) schéma d'une sect. transv. à l'endroit de la bifurcation; *e*) et *f*) Jeunes fleurs à deux ovules pédicellés; *g*) Jeune fleur normale.

Fig. 155. — *a*) axe possédant deux pédicelles, dont l'un à deux, et l'autre à un ovule; *b*) schéma d'une sect. transv. à la base de l'axe *c*) schéma d'une sect. transv. à l'endroit de la bifurcation des pédicelles; *d*) sect. longit. de l'ovule solitaire sur un des pédicelles.

nente ; on trouve la même poche chez les jeunes fleurs normales (g). La base de l'axe présente toujours deux groupes de faisceaux dont chacun peut avoir deux ou plusieurs parties de xylème (b et c). Plus haut, immédiatement au-dessous de la division en deux, les parties se rejoignent et forment alors deux groupes dont le phloème au moins est unique, tandis que le xylème peut être en plusieurs parties (d.) Avant l'entrée dans l'ovule, nous aurons le double faisceau typique d'une feuille.

J'ai remarqué deux variantes de ce cas. L'une où l'un des pédicelles porte deux ovules, et l'autre un seul (fig. 155) et l'autre variante où les deux pédicelles portent chacun deux ovules (fig. 156). La première présente la même structure que le cas fig. 154. Il n'y a rien d'étonnant à ce que l'on trouve une vigueur égale dans les deux faisceaux correspondant aux deux pédicelles dont l'un porte deux ovules et l'autre seulement un. car j'ai découvert dans cet ovule solitaire deux nucelles fort bien constitués. La présence de deux mégarchidies peut donner lieu à une semence à deux noyaux ; j'ai parlé précédemment de cette « synspermie ». C'est certainement un cas exceptionnel, et s'il ne se produit pas, l'un des faisceaux sera plus faible. La fig. 155 (d) illustrera ce cas. En ce qui concerne la seconde variante, on remarque à sa base indication de quatre groupes de faisceaux qui se rejoignent plus ou moins en deux groupes immédiatement au-dessous de la division de l'axe, pour se séparer de nouveau plus haut dans le pédicelle. J'ai observé

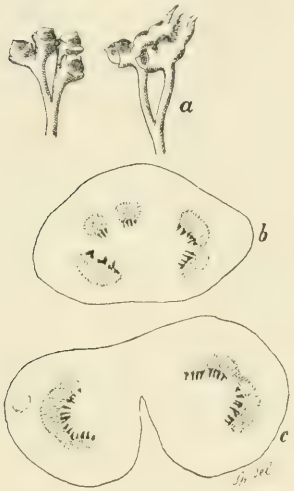


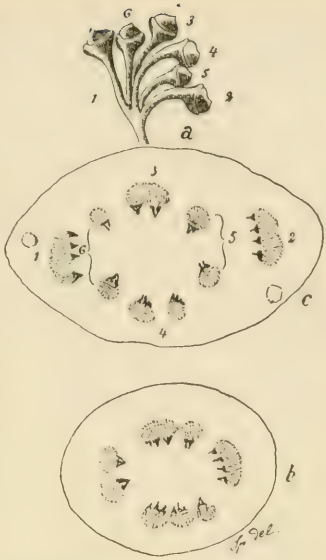
Fig. 156. — *a*) axe possédant deux pédicelles dont chacun porte deux ovules ; *b*) schéma d'une sect. transv. à la base de l'axe ; *c*) schéma d'une sect. transv. à l'endroit de la bifurcation des pédicelles.

Fig. 157. — *a*) axe à un seul ovule au sommet ; *b*) schéma d'une sect. transv. à la base de l'axe ; *c*) schéma d'une sect. transv. un peu plus haut dans l'axe.

Fig. 158. — *a*) axe à quatre ovules pédicellés ; *b*) schéma d'une section transv. à la base de l'axe.

un cas très curieux où les ovules antérieurs avaient les deux becs du micropyle extrêmement allongés, comme foliacés.

Le cas suivant est un axe à un seul ovule avec quatre faisceaux à la base (fig. 157) comme dans les fig. 154 et 156, mais ces faisceaux, trop faibles pour former un axe à deux ovules, se rejoignent pour n'en former qu'un seul. La fig. 158 présente quatre ovules ; nous avons à la base quatre faisceaux doubles destinés chacun



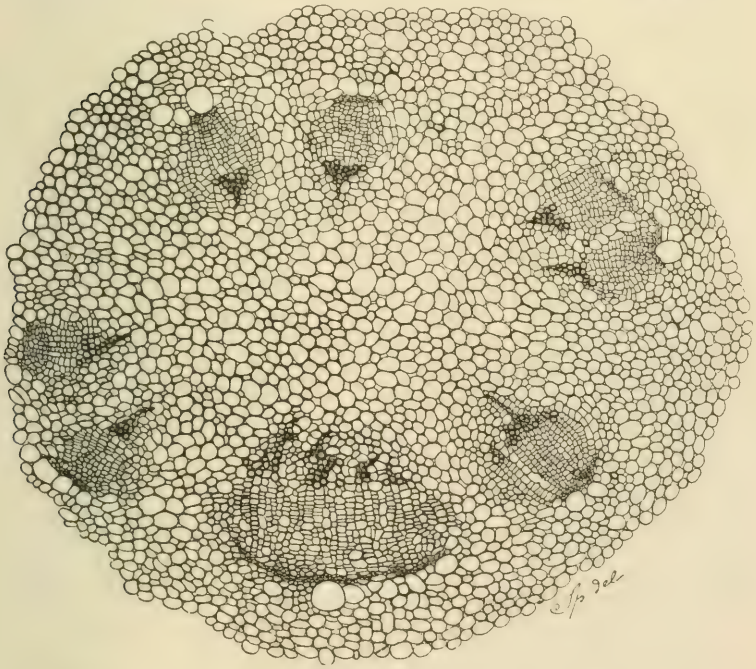


Fig. 159. — *a*) axe à six ovules pédicellés; *b*) schéma d'une sect. transv. à la base de l'axe ; *c*) schéma d'une sect. transv. un peu plus haut dans l'axe ; *d*) sect. transv. d'un autre axe portant six ovules pédicellés. gr. 60.

à un ovule. Sur la fig. 159. nous voyons six ovules et nous trouvons à la base deux groupes latéraux de faisceaux à plusieurs pointes de xylème qui iront dans les

Fig. 160. — Axe à sept ovules pédicellés.

Fig. 161. — Feuille portant sur son limbe trois ovules.

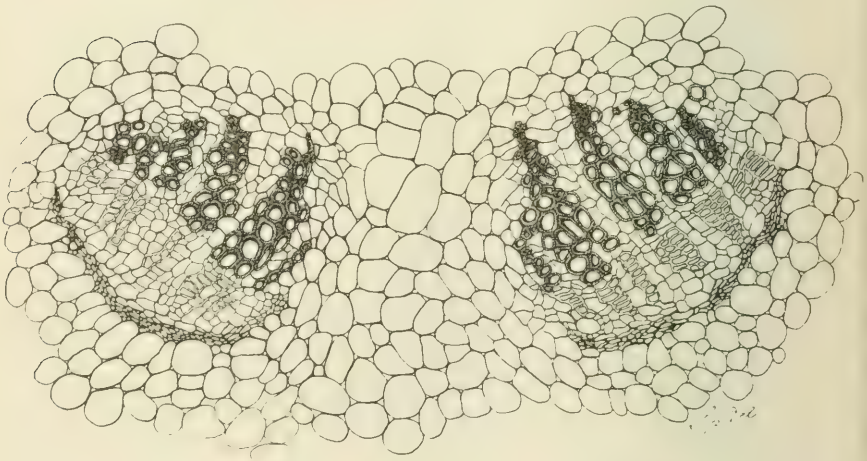


Fig. 162. — Sect. transv. dans le pétiole de la feuille (fig. 161).

ovules 1 et 2, et deux groupes antéro-postérieurs ayant chacun au moins trois divisions bien marquées. Ceux-ci iront dans les autres ovules. Plus haut on peut identifier les faisceaux des différents ovules. Nous voyons sur les côtés les deux faisceaux destinés aux ovules 1 et 2 ; le groupe antéro-postérieur s'est clairement divisé en quatre ; les deux parties du milieu de chaque groupe forment le cordon libéro-ligneux pour les ovules 3 et 4, et les ailes des deux côtés vont se rejoindre aux ailes du groupe opposé pour constituer le faisceau des ovules 5 et 6. Nous avons ici, à trois reprises, une bifurcation très nette de l'axe. L'arrangement (fig. d) est celui d'un axe floral mâle c'est-à-dire d'un axe typique, comme Celakowsky l'avait remarqué.

Le cas (fig. 160) montrant sept ovules pédicellés a une structure à peu près semblable à celle de la fig. 159. Il y a aussi bifurcation de l'axe à trois reprises, mais après la dernière il reste deux parties qui forment le faisceau pour le septième ovule.

Quoique j'aie examiné des centaines et des centaines de fleurs, je n'ai pas pu trouver de cas analogues à ceux décrits par Seward et Gowan et dont j'ai parlé à propos de leur travail. Je n'ai pas non plus rencontré les cas si curieux observés au Japon par Shirai et Fujii, mais j'ai pu les examiner sur du matériel fixé dans l'alcool. La fig. 161 présente un de ces exemples où l'on voit trois ovules sur le limbe de la feuille ; le limbe passe graduellement dans l'arille. La structure de l'axe est nettement celle d'un pétiole (fig. 162) avec un double faisceau à parties très écartées. Il n'y a pas ici de tissu de transfusion et je me demande si dans cette variété cette formation fait défaut à cause de l'influence du milieu ambiant.

Wettstein établit parmi les anomalies des catégories bien définies. Les unes correspondent à des divisions du carpelle (p. ex. les fig. 152 et 153), les autres à des phénomènes ataviques (p. ex. les fig. 154, 155, 156, etc.). Je ne puis être aussi absolu que lui, car le même axe peut

subir au cours de son développement des changements de disposition des faisceaux. Il arrive que les faisceaux préformés dans le bourgeon se divisent à la suite d'un développement vigoureux ; certains peuvent s'appauvrir ou même se souder à d'autres (fig. 153 et 157). D'après la vigueur du méristème fasciculaire, on peut déjà plus ou moins prédire s'il y aura deux ovules ou plus, pourvu que les conditions extérieures, nutrition, pression, rapport de position, etc., ne viennent pas changer défavorablement la croissance normale.

Là où se trouvent des ovules nombreux, il y a plus grande richesse dès le commencement dans le faisceau. Là où l'on ne voit qu'un seul ovule il y a pauvreté, et dans la suite les faisceaux se réunissent. Plus il y a d'éléments conducteurs dans un axe, plus il y aura d'éléments nutritifs et par conséquent plus la puissance sera grande. Si cette expansion est empêchée sur certains points par la pression d'organes voisins, il y aura alors inégale croissance. Les parties moins comprimées sont favorisées dans la lutte pour l'existence ; elles se développeront aux dépens des autres et ainsi nous aurons des axes divisés. Le fait que dans le bourgeon les fleurs à l'intérieur montrent moins d'irrégularité que les fleurs extérieures vient à l'appui de cette explication, puisqu'à l'intérieur la pression doit être à peu près égale de tous les côtés. J'admets bien que les variantes de structure chez le Ginkgo peuvent aider à la solution des questions morphologiques, puisqu'elles ont leur fondement dans la nature même de l'espèce, mais elles sont des réactions au milieu ambiant.

La fleur mâle

Morphologie de la fleur mâle normale et des anomalies

La fleur mâle naît de bonne heure dans l'année, plus tôt que la fleur femelle. Au mois de juillet on en voit déjà dans le bourgeon des rameaux courts. Elle se

trouve comme la fleur femelle à l'aisselle d'un organe foliaire et y forme une petite protubérance dépourvue de chlorophylle (fig. 163), mais tandis que la fleur femelle est disposée plutôt à l'aisselle de feuilles normales situées à l'intérieur du bourgeon, la fleur mâle est à l'aisselle des écailles. Les pièces les plus extérieures qui portent à l'aisselle des axes floraux mâles sont des écailles dont la base seulement est verte, la partie supérieure étant subérifiée (fig. 164 et 165). On trouve des fleurs rudimentaires même à l'aisselle des écailles les plus extérieures, mais elles ne se développent que rarement et très imparfaitement. Elles sont constituées par un axe flanqué de deux indices de bractées. Le

Fig. 163. — Jeune fleur mâle à l'aisselle d'une écaille.

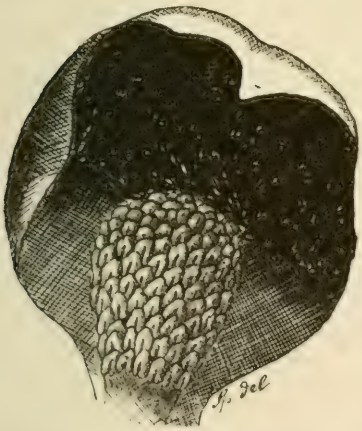


Fig. 164. — Fleur mâle plus âgée à l'aisselle d'une écaille en partie subérifiée.

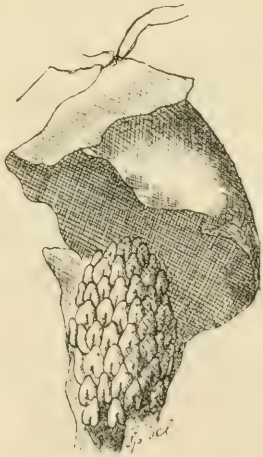


Fig. 165. — Fleur mâle plus âgée à l'aisselle d'une écaille verte qui possède des poils.

tout est rempli d'oxalate de Ca, et sur les côtés de l'axe il y a deux grandes poches sécrétrices (fig. 166). L'axe normal développe de très bonne heure les étamines qui apparaissent en mamelons comme de vraies feuilles autour

du point végétatif (fig. 167). Elles se développent vite, en sorte qu'au mois d'août on peut déjà distinguer les deux sacs polliniques. Au mois d'octobre les fleurs les plus extérieures des bourgeons ont développé toutes leurs étamines. Nous avons alors un petit chaton qui porte à sa base quelquefois une ou plusieurs bractées (fig. 168). Il y a parfois de ces bractées qui portent au sommet des sacs polliniques. Pour Celakowsky[1], elles seraient des étamines transformées en vue de la formation d'une enveloppe florale. La fig. 169 montre clairement la nature foliaire des étamines, qui, dans le cas normal, ne présentent qu'au sommet un disque foliacé pourvu d'une grande poche sécrétrice. Ordinairement il se développe deux sacs polliniques sur la face dorsale de la feuille rudimentaire, mais comme le montrent les figures ci-après il peut se développer un, trois, ou quatre sacs sur la marge de la feuille. Ces variantes de structure se rencontrent surtout à la base de l'axe.

Fig. 166. — Axe rudimentaire à l'aisselle d'une écaille extérieure.

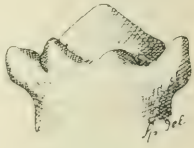


Fig. 167. — Jeune fleur mâle montrant les étamines en mamelons.

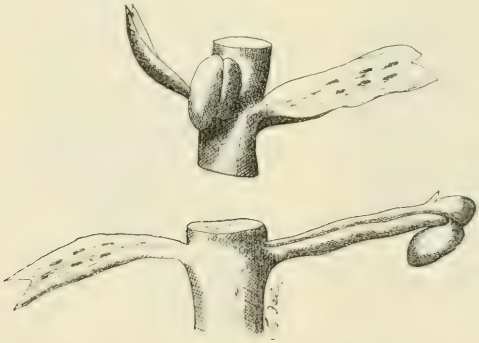


Fig. 168. — Bractées à la base de l'axe floral mâle.

Les deux sacs pendent du filet l'un à côté de l'autre ; ils sont souvent d'inégale grandeur et s'ouvrent vers

[1] Celakowsky, L., 1900, loc. cit.

l'intérieur par une fente longitudinale (fig. 170). Après la déhiscence, les deux valves s'écartent énormément

Fig. 169. — Passages de formations foliaires aux étamines.

par suite du dessèchement de la partie extérieure et elles s'orientent presque horizontalement (fig. 171). Avec la diminution du limbe, les sacs polliniques paraissent appartenir au côté dorsal, et s'il y en a plus de deux, le troisième et le quatrième naissent entre les deux premiers et derrière eux, de sorte que ces deux premiers se trouvent écartés par ce fait (fig. 172). Les sacs supplémentaires s'ouvrent en avant sur le côté qui se tourne vers les deux autres sacs. Celakowsky dit que ces sacs forment un sorus comme on les trouve en grand nombre sur la face inférieure des microsporophylles

Fig. 170. — Section à travers le filet et les sacs polliniques. gr. 22.

du *Cycas*, et qu'ils n'ont pas de signification atavique, puisque le sporophylle du *Ginkgo* dérive d'un sporophylle radiaire qui développait des sacs polliniques des deux côtés du filet, comme c'est encore le cas chez le *Taxus*. Cette multiplication des sacs polliniques serait plutôt un dédoublement. La transformation d'un sporophylle radiaire en un sporophylle bilatéral s'observe paraît-il quelquefois chez l'*Equisetum limosum* où les sacs polliniques supérieurs peuvent disparaître du côté ventral. Cette transformation est due, d'après Celakowsky, à un développement plus grand de la partie végétative du sporophylle. La fig. 169 ne parle

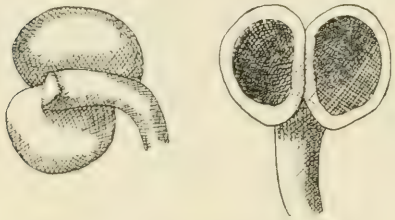


Fig. 171. — Sacs polliniques ouverts.

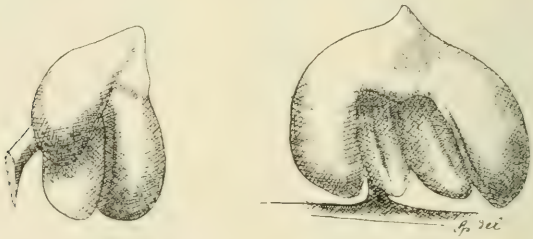


Fig. 172. — Etamines à trois et à quatre sacs polliniques.

guère en faveur de cette manière de voir. La partie végétative est très développée, et malgré cela, les sacs polliniques présentent moins une position dorsale que là où la partie végétative est très réduite. Les uns sont franchement marginaux et correspondent à de petits lobes de limbes, les autres sont tournés du côté dorsal, d'autres encore du côté ventral comme l'indique la fig. 169 i.

Dans les cas de *staminody* décrits par Fujii, un grand nombre de sacs de pollen se développaient sur la marge d'une feuille normale sans former de sori.

Anatomie de la fleur mâle

Prenons un rameau court mâle. Dans une section faite à la hauteur où le cylindre central présente les premiers indices du départ des faisceaux, nous avons dans l'écorce les traces foliaires des bractées dont plusieurs montrent un arrangement circulaire des cordons libéro-ligneux (fig. 173). Ce fait m'a frappé, puisqu'il ne se produit pas dans le bourgeon femelle. J'ai étudié encore une fois minutieusement la morphologie d'un bourgeon, et j'ai trouvé, en effet, à l'aisselle des écailles les plus extérieures, ces formations que j'ai décrites plus haut. La fig. 174 correspond à la fig. 128 du rameau court femelle. On y discerne aussi la formation des différents groupes de faisceaux. Les faisceaux foliaires entraînent sur leurs flancs ceux qui doivent entrer dans l'axe floral mâle.

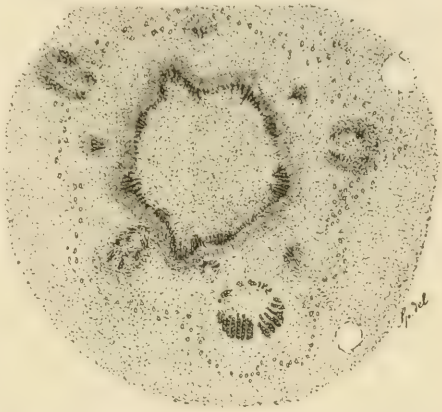


Fig. 173. — Schéma d'une section transv. dans un rameau court mâle un peu au-dessous du sommet.

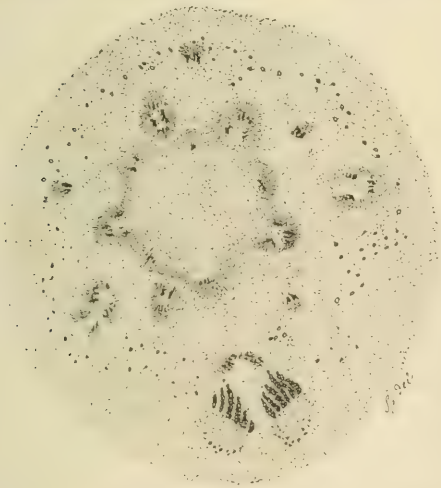


Fig. 174. — Schéma d'une sect. transv. dans un rameau court mâle un peu plus haut que la fig. 173.

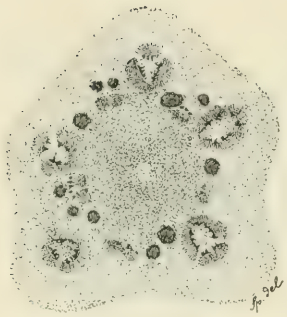


Fig. 175. — Schéma d'une sect. transv. d'un rameau court au niveau du point végétatif.

La fig. 175 est prise au niveau du point végétatif, dont on voit au milieu les grandes cellules méristématiques. On y rencontre cinq anneaux de faisceaux formés par les faisceaux foliaires, d'une part, et les faisceaux de l'axe floral mâle, d'autre part. Plus en dedans, il y a cinq doubles faisceaux foliaires qui ne montrent pas encore tous des éléments lignifiés. Ces faisceaux sont accompagnés de grandes poches sécrétrices qui sont ici davantage vers l'extérieur du cylindre central que dans l'axe femelle.

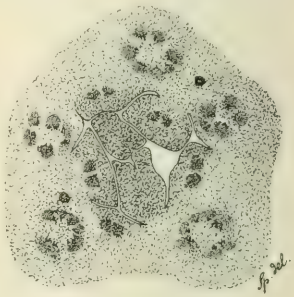


Fig. 176. — Schéma d'une sect. transv. dans un rameau court mâle un peu plus haut que la fig. 175.

Dans une section faite au-dessus du point végétatif, nous voyons à peu près la même disposition (fig. 176). Au milieu se trouvent encore deux primordia de feuille dont nous n'avons pas trouvé de traces fasciculaires dans la tige. Les anneaux de faisceaux correspondent absolument à ceux rencontrés dans la fig. 131. Plus haut, les axes floraux commencent à se séparer de leur bractée respective (fig. 177). L'arrangement des éléments dans le bourgeon est selon le type $^5/_{13}$. J'ai observé qu'ici la spirale tourne de gauche à droite, tandis que, chose curieuse, dans le bourgeon femelle le sens de la

Fig. 177. — Schéma d'une sect. transv. dans un rameau court mâle au niveau où les bractées se séparent des axes floraux.

spirale est le plus souvent inverse, c'est-à-dire qu'elle s'enroule de droite à gauche. Les bourgeons foliaires, eux aussi, s'enroulent dans le même sens que les bourgeons mâles, et il est intéressant de constater que les bourgeons femelles font, en général, exception à cette règle. Il y a beaucoup moins de cellules à tannin dans les faisceaux des bourgeons mâles que dans ceux des bourgeons femelles. Dans les sections des bourgeons mâles, j'ai rencontré des poches sécrétrices déjà au niveau du point

Fig. 178. — Schéma d'une sect. transv. dans un rameau court mâle encore plus haut que la fig. 177.

végétatif (fig. 175), mais pas au même endroit que dans les bourgeons femelles. Là elles sont entre les faisceaux, ici plus en dedans.

Si nous examinons la fig. 178 nous voyons que les faisceaux de l'axe floral ont augmenté en nombre : on en compte jusqu'à sept, et ils sont de dimensions inégales. Cette section montre les axes floraux séparés des bractées ; elle est en même temps un bel exemple d'utilisation de l'espace, et prouve combien la forme des différentes pièces dans un bourgeon est le résultat de la pression

qu'exercent les pièces les unes sur les autres. Les interstices entre les axes floraux et les pétioles sont occupés par les microsporophylles.

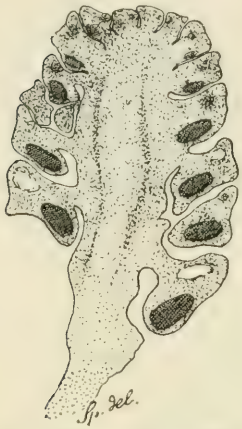


Fig. 179. — Sect. longit. d'une jeune fleur mâle. gr. 22.

Dans une section longitudinale d'une jeune fleur récoltée au mois d'octobre, on trouve les micrarchidies ou sacs de pollen des sporophylles inférieurs déjà très bien indiqués (fig. 179) ; le développement de l'archidie va de pair avec la formation d'une poche sécrétrice au-dessus. La fig. 180 nous montre un microsporophylle coupé longitudinalement au sommet de l'axe. La micrarchidie ou sac de pollen se différencie de très bonne heure à la face inférieure du mamelon sporophylléen. Dans la partie supérieure qui formera le bouton végétatif, on remarque de nombreuses cellules à oxalate

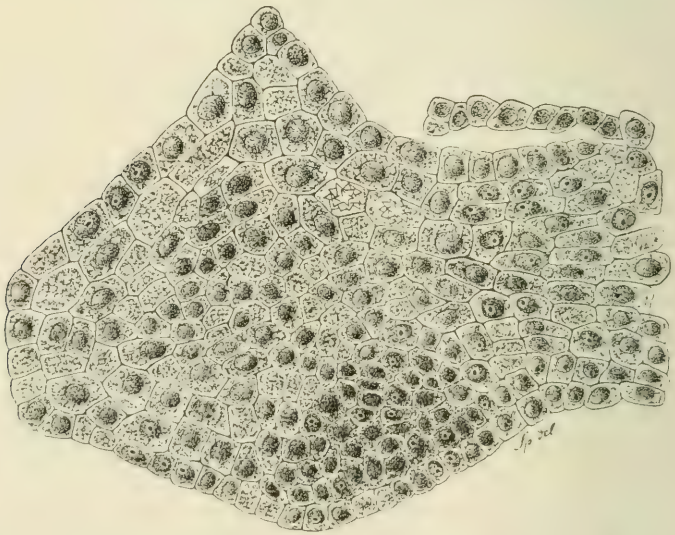


Fig. 180. — Sect. longit. d'un jeune microsporophylle. gr. 280.

de Ca et un groupe de cellules en voie de différenciation. Elles se divisent fréquemment et sont riches en contenu : bientôt, elles se désorganisent et se dissolvent pour faire place à une poche sécrétrice. Le développement de la micrarchidie nécessite une assimilation très active et les produits de désassimilation sont déposés, soit dans les poches sécrétrices, qui deviennent énormes, soit dans les cellules à oursin que l'on trouve toujours dans les

Fig. 181. — Schéma d'une sect. transv. d'un axe floral mâle avec une sect. longit. d'un microsporophylle. gr. 66. ps. : poche sécrétrice ; ff. : faisceau du filet ; fa. : faisceau de l'axe floral ; ar. : archéspore.

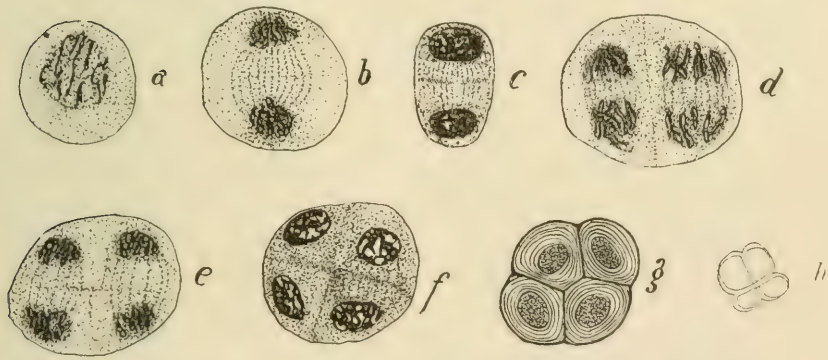


Fig. 182. — *a*) Métaphase de la première division du tétrasporange ; *b*) anaphase ; *c*) division terminée ; *d*) seconde division du tétrasporange ; *e*) anaphase ; *f*) formation des membranes entre les quatre noyaux ; *g*) microspores formées ; *h* membrane de la cellule mère ou trétrasporange.

microsporophylles ainsi que des cellules à tannin. La micrarchidie se forme par une division cellulaire active au-dessous de l'épiderme. Je n'ai pas pu vérifier si l'archéspore sort d'une seule cellule sous-épidermique. Le tissu sporogène se développe encore en automne et les fleurs les plus extérieures du bourgeon arrivent avant l'hiver jusqu'à la formation des tétrasporanges ou cellules mères de pollen.

Avec l'éveil de la végétation au printemps, on remarque une grande activité dans les cellules de l'archéspore. Le cytoplasma devient plus homogène, le noyau grossit beaucoup et contient plusieurs nucléoles. Les membranes se gélifient, les noyaux des cellules mères de pollen entrent presque tous en même temps dans le *stade sinapsis*. L'axe floral possède à cette époque 7 à 9 groupes de protoxylème qui se continuent dans les microsporophylles plus ou moins perpendiculairement au grand axe jusqu'à la base de l'archéspore, apportant à celui-ci les solutions nutritives dont il a besoin pour sa croissance active (fig. 181).

Les cellules de l'archéspore divisent leur noyau d'abord en deux, puis en quatre. A la seconde division j'ai pu compter sept gros chromosomes. Dans les noyaux des cellules somatiques il y en a bien plus, mais je ne suis jamais arrivé à en fixer le nombre exact. Un diaphragme apparaît après la première division (fig. 182 c), mais la seconde intervient avant la formation complète de la membrane (fig. 182 e et f). Celle-ci se constitue sitôt la division nucléaire terminée. Nous avons observé une division semblable dans le tétrasporange femelle; cela nous permet d'homologuer les deux. Chaque cellule fille ou grain de pollen (microspore) aura sa propre membrane puisque si on écrase un tétrasporange, les microspores s'en échappent et laissent la membrane de la cellule mère (fig. 182 g et h).

La paroi du sporange est constituée par environ sept couches de cellules dont l'épaisseur n'est pas la même

sur tout le pourtour du sac pollinique, de sorte que l'ouverture se fait moins par un tissu mécanique que par une épaisseur moins résistante des cellules (fig. 183). Les épaississements dans les parois n'apparaissent que tard, immédiatement avant la formation de la fente, à la fin du mois d'avril ou dans la première moitié de mai. Parfois, les cellules se dessèchent sans produire des épaississements de leur membrane. La couche la plus

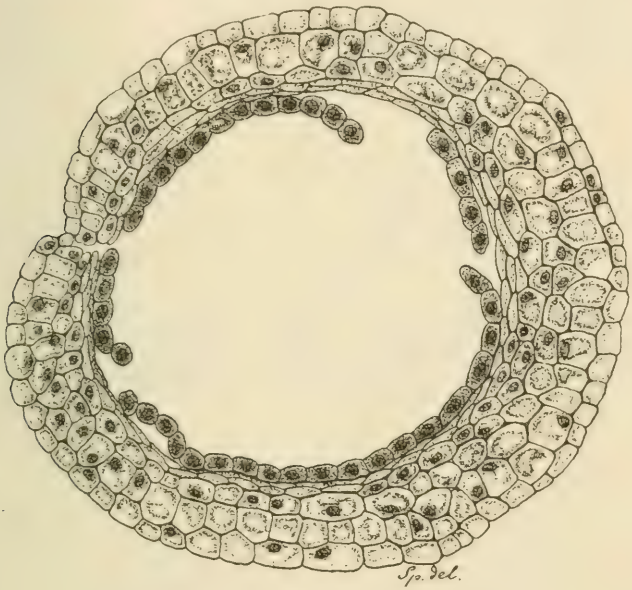


Fig. 183. — Sect. transv. d'un sac de pollen.

interne est la couche à cellules nourricières ou à cellules tapètes ; on peut y voir quelquefois deux noyaux par cellule (fig. 184). Nous avons observé la même chose dans les cellules du tissu sporogène qui entourent le sac embryonnaire. Dans ces deux cas, je n'ai pu constater une division indirecte qui interviendrait dans la formation de ces deux noyaux ; et c'est probable que dans le second cas ils se forment aussi par amitose bien que je ne l'aie pas vu.

Fig. 184. — Sect. transv. de la paroi du sac de pollen.

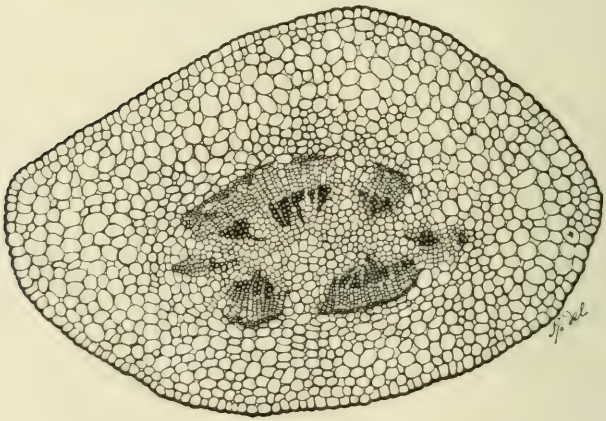


Fig. 185. — Sect. transv. de l'axe floral mâle.

Une section transversale de l'axe floral nous montre 7 à 9 cordons libéro-ligneux (fig. 185) dont deux sont en train de passer dans les sporophylles. Les autres se fractionneront sur leur parcours en beaucoup de traces foliaires. Le tissu de transfusion est absent de l'axe, tandis que le faisceau du filet en est pourvu. L'anatomie des feuilles écailleuses à la base de la fleur est celle d'un pétiole ou celle d'un filet d'étamine (fig. 186).

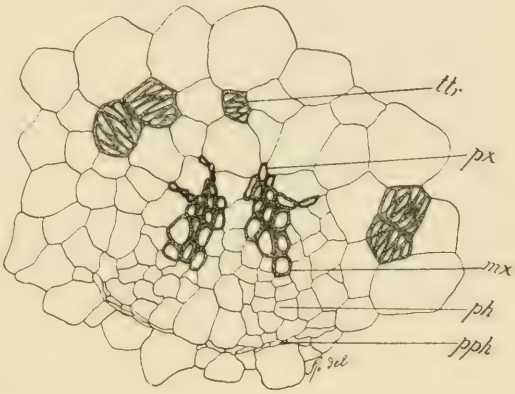


Fig. 186. — Sect. transv. d'un faisceau dans une feuille écailleuse à la base de l'axe floral. ttr. : tissu de transfusion ; px. : protoxylème ; mx.: métaxylème ; ph. : phloème ; pph. : protophloème.

La fig. 187 est une section transversale d'un filet d'étamine un peu foliacé à un seul sac pollinique et la

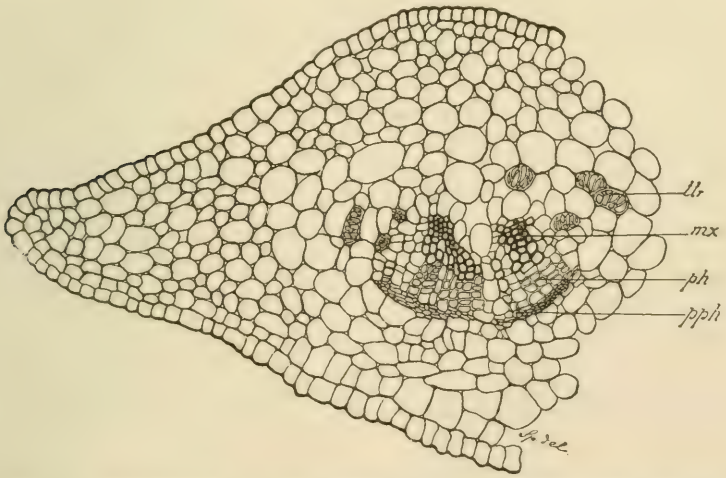


Fig. 187. — Sect. transv. d'un filet d'étamine foliacé. La signification des lettres est la même que dans la fig. 186.

fig. 188, celle d'un filet staminal normal. Dans les deux cas, nous avons un double faisceau comme dans un pétiole ; le xylème est flanqué extérieurement d'un tissu de transfusion. Worsdell et après lui Seward et Gowan indiquent du bois centripète dans le faisceau du filet. J'ai déjà dit ce que je pense de cette assertion. L'absence totale du tissu de transfusion dans l'axe est chose curieuse du moment que l'on en trouve dans l'axe

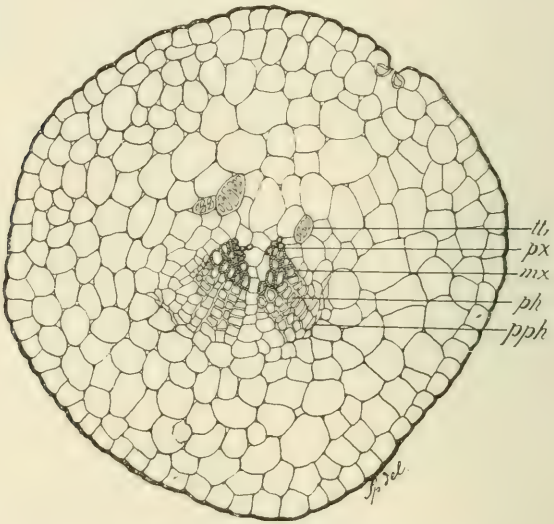


Fig. 188. — Sect. transv. d'un filet d'étamine normal.

de la fleur femelle ; mais j'ai constaté que ces éléments font presque toujours défaut là où les cordons sont arrangés en cercle. Si on compare la structure d'un axe floral mâle avec l'axe femelle possédant plusieurs ovules, on ne peut distinguer une différence entre eux (voir fig. 159 d).

Comme Fujii l'a déjà mentionné, les pétioles des feuilles qui portent des sacs de pollen sont très réduits en longueur et en épaisseur et leur anatomie montre un faisceau qui ne marque que faiblement la séparation en un double faisceau caractéristique des pétioles normaux

(fig. 189 et 190). Comme j'ai pu le constater chez les objets venant du Japon, le tissu de transfusion fait défaut dans le pétiole. Il se pourrait que ce fût à cause de la jeunesse de ces objets, mais dans ce cas ce serait une preuve de plus en faveur de l'idée que ce tissu est tardif. La différence anatomique entre les filets qui portent quatre, trois ou deux sacs polliniques n'est pas essentielle, c'est une question de plus ou moins grande importance. La terminaison du faisceau dans le filet est constituée (comme la terminaison des nervures foliaires) exclusivement par des éléments de transfusion. Ceux-ci s'étalent à la base de la micrarchidie. J'ai suivi la transformation à cet endroit des cellules parenchymateuses en hydrocytes : le protoplasma se vacuolise, le noyau perd la faculté de se colorer, cytoplasma et nucléoplasma s'appauvrissent et finissent par disparaître étant employés à former les épaississements (fig. 191).

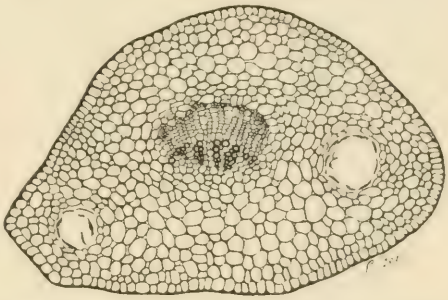


Fig. 189. — Sect. transv. d'un pétiole dont le limbe porte des sacs polliniques.

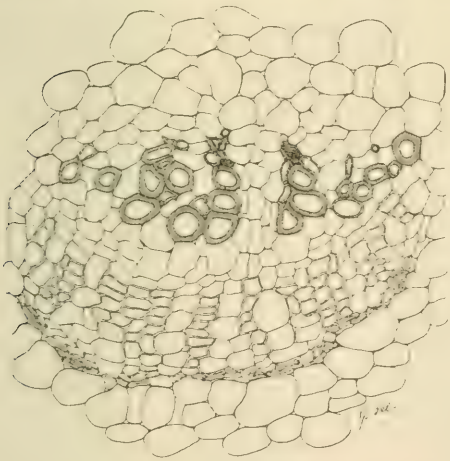


Fig. 190. — Faisceau d'un pétiole dont le limbe porte des sacs polliniques.

Poursuivons plus loin nos observations sur le sort des grains de pollen. Vers la fin d'avril, les membranes

des tétrasporanges sont dissoutes et les spores libérées. Celles-ci sont unicellulaires (fig. 192 a) tant que la température ne monte pas plus haut que 12°, au moins pour quelque temps. C'est pour cela qu'on trouve le prothalle à des époques très différentes d'une année à l'autre. J'ai fait mes observations trois ans de suite et la différence est assez grande. Mes recherches confirment les faits établis par STRASBURGER[1]. Bien que je n'aie pas étudié la structure intime des grains de pollen d'une manière spéciale sur du matériel paraffiné, j'ai cependant vu la formation du prothalle, soit sur des grains vivants, soit sur d'autres grains conservés dans l'alcool et traités par le vert méthylacétique. Avant que la division des grains de pollen commence, les grains d'amidon qui sont abondants dans la microspore diminuent ou même disparaissent. La partie de la membrane qui dans le tétrasporange est tournée vers l'extérieur s'épaissit, et forme sur la moitié du grain de pollen une exine. Les divisions se suivent rapidement; elles donnent naissance à des cellules inégales bien que la division du noyau ne laisse voir aucune inégalité au début (fig. 192 b). Les cellules du prothalle sont situées du côté de l'exine. La première cellule ainsi formée est aplatie et se désorganise vite, si bien qu'au moment de la pollinisation elle sera à peine reconnaissable (fig. 192 c). La seconde cellule prothalienne se forme aussitôt et vient se placer contre la première (fig. 192 d). Ainsi se produit aussi la troisième division, de sorte que dans le grain de pollen mûr nous avons trois cellules prothalliennes dont la première est écrasée (fig. 192 e). Strasburger a trouvé des grains de pollen dont trois cellules prothalliennes étaient conservées. J'ai pu voir moi-même de ces cas.

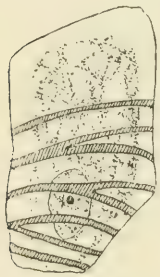


Fig. 191. — Formation d'un hydrocyte à la base des sacs polliniques.

[1] Strasburger, Ed., 1892.

Le tiers de la membrane dépourvue d'exine s'enfonce un peu par suite de la perte d'eau du grain de pollen. De ce fait celui-ci est rendu plus léger et plus apte à être transporté par le vent (fig. 192 f). C'est cet agent qui intervient lorsque la micrarchidie s'ouvre et mène les spores mélangées à des grains de pollen d'autres plantes et à toutes sortes de poussières sur le micropyle de l'ovule. Les deux lèvres de celui-ci sont, à cette époque, un peu

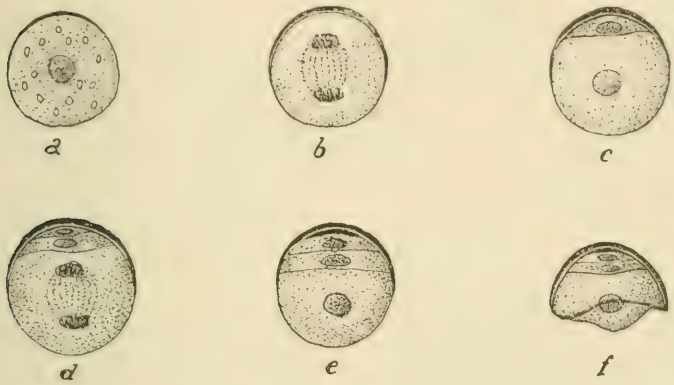


Fig. 192. — Développement du prothalle dans la microspore.

étalées et visqueuses. Le grain de pollen pénètre par le micropyle jusque dans le suc de la chambre pollinique, où il subit une transformation dont nous parlerons plus loin.

Ce qui ressort de l'examen de deux bourgeons de sexes différents m'autorise à dire que les deux fleurs sont homologues au point de vue anatomique. La fleur mâle a toujours été considérée avec raison comme un axe portant des microsporophylles. La question qui se pose est donc celle-ci : Peut-on considérer l'axe floral femelle aussi bien que l'axe floral mâle comme un vrai axe, ou faut-il chercher une autre solution ?

Ainsi que nous l'avons vu, nous sommes actuellement en présence d'au moins six théories principales :

1. L'organe ovulifère est-il une feuille portant des ovules, comme le veut Van Tieghem ?

2. Est-il une inflorescence à deux bourgeons métamorphisés, comme l'avait prétendu STRASBURGER ?

3. Est-il un axe portant à son sommet des ovules, comme SACHS le pense ?

4. Est-il un axe portant à son sommet des ovules sur des feuilles rudimentaires, comme l'admettent EICHLER, CELAKOWSKY, ENGLER, GŒBEL, FUJII, WETTSTEIN, WORSDELL, SEWARD et GOWAN, VELENOWSKY, COULTER et CHAMBERLAIN ?

5. Est-il composé de deux feuilles soudées d'un rameau axillaire rudimentaire, comme l'interprète WARMING ?

6. Est-il seulement une partie de la feuille, comme le prétendent DELPINO, PENZIG et jusqu'à un certain point aussi POTONIÉ ?

Voilà la question. Quel critérium avons-nous qui puisse nous guider et nous décider en faveur d'une position ? Le meilleur procédé est encore celui indiqué par STRASBURGER lorsqu'il dit que pour étudier une question morphologique, il faut la considérer à cinq points de vue différents :

1. Ontogénie ;
2. Anatomie des organes ;
3. Position des organes entre eux ;
4. Variantes de structure ou anomalies ;
5. Comparaison.

Appliquons ce procédé aux différentes théories et rangeons-nous à celle qui obtiendra le plus de suffrages à la lumière de ces cinq points de vue différents. A mon sens, deux théories seulement peuvent entrer en compétition : celle de CELAKOWSKY, etc., et celle de DELPINO et PENZIG sous forme de la variante de POTONIÉ.

La théorie de VAN TIEGHEM (1) traite la question trop exclusivement au point de vue anatomique, sans s'inquiéter de la disposition des faisceaux dans le bourgeon. La seconde considère l'ovule comme une fleur, ce qui

n'est décidément pas le cas, puisque l'anatomie, les variantes de structure, la comparaison et l'ontogénie ne parlent pas en faveur de cette manière de voir. La théorie de Sachs et celle de Warming (3 et 5) me paraissent être trop recherchées ; l'anatomie et les variantes de structure ne laissent pas subsister de pareilles interprétations. Si vraiment l'organe ovulifère était une formation foliaire, l'anatomie ne parlerait en tout cas pas en faveur de deux feuilles soudées ; or elle nous démontre clairement que nous avons affaire à un axe comme dans la fleur mâle. Actuellement la plupart des botanistes se rangent à la théorie de Celakowsky et Wettstein (4) ; toutes les autres ont été plus ou moins laissées de côté.

Je me range moi aussi à cette dernière théorie puisque c'est celle qui a obtenu le plus de suffrages et qui me semble répondre le mieux aux questions de l'ontogénie, l'anatomie, la comparaison et la position des organes entre eux. Les variantes de structure étudiées par Fujii et appelées par lui *staminody* et *pistillody* peuvent seules être interprétées contre cette théorie et en faveur de celle de Potonié. En effet, on pourrait comparer la fleur femelle de même que la fleur mâle au lobe fertile, et la bractée au lobe stérile des *Botryoptéridées*. Cette interprétation est très ingénieuse ; elle nous réserve peut-être des surprises pour le jour où nous connaîtrons mieux les fossiles. Certains caractères dans l'anatomie de ce groupe sont semblables à ceux des *Ginkgoales* ; et sachant que les Botryoptéridées sont le groupe de Fougères paléozoïques le plus rapproché des ancêtres cryptogamiques des plantes à semences (Scott)[1], on pourrait faire dériver les Ginkgoacées de ce groupe-là, quoique nous ne sachions absolument rien des anneaux qui pourraient les relier. Même en admettant pour les Ginkgoacées dans les temps reculés la bisexualité que nous suggère la position des fleurs mâles et femelles

[1] Scott, D. H., dans Prog. rei bot., 1906.

dans le bourgeon (comme WIELAND[1] l'a démontré pour les Cycas fossiles en Amérique), il nous resterait toujours cette difficulté : Comment ramener l'hétérosporie du Ginkgo à l'homosporie des Botryoptéridées ?

De toutes les feuilles filicinéennes, les lobes de feuille de *Botrychium* sont ceux qui rappellent le plus les feuilles du Ginkgo par leur forme, leur incision, leur bifurcation des nervures et même leur structure. Pourtant on ne peut pas admettre que les feuilles du Ginkgo ne soient que des lobes foliaires. Malgré l'attrait qu'offre pour moi la théorie de POTONIÉ qui répondrait en une certaine mesure aux exigences de la théorie foliaire de C. DE CANDOLLE[2], je ne puis souscrire actuellement d'une manière catégorique à cette interprétation de l'axe floral femelle et j'estime avec VELENOWSKY que l'explication de WETTSTEIN est la meilleure : la fleur femelle est un axe secondaire dont les deux premières feuilles rudimentaires portent les ovules et correspondent aux premières écailles d'un bourgeon axillaire sur un rameau long.

[1] Wieland, 1906. — [2] de Candolle, C., 1868, loc. cit.

CHAPITRE VI

LE DÉVELOPPEMENT DU POLLEN ET LA FÉCONDATION

Deux semaines après son arrivée dans la chambre pollinique, le pollen commence à germer. La chambre pollinique se ferme alors; on y trouve souvent des grains de pollen d'autres plantes. Le tube pollinique se fixe parmi les cellules de la proéminence nucellaire au moyen de branches grêles, comparables au point de vue morphologique et physiologique à un rhizoïde, tandis que l'autre extrémité du tube est toujours couverte par l'exine et présente deux cellules prothalliennes aplaties, séparées l'une de l'autre par des vacuoles (fig. 193). Cet état du tube persiste jusqu'au moment de la fécondation. Entre temps le noyau de la cellule intérieure prothalienne se divise en deux, l'un des noyaux fils grossit beaucoup et l'autre, plus petit, est refoulé vers la première cellule prothallienne (fig. 194). La cellule intérieure à grand noyau est la cellule mère des anthérozoïdes (Körperzelle de Strasburger), et la cellule extérieure est la cellule du socle (Stielzelle de Strasburger). La cellule génératrice grossit beaucoup, ainsi que son noyau, et à côté du noyau apparaissent dans le sens de l'axe longitudinal de la cellule les blépharoplastes nom-

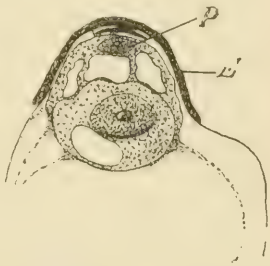


Fig. 193. — Extrémité d'un tube pollinique isolé du nucelle (10 juillet). gr. 750. E. : Exine; P. : cellule prothallienne. (D'après Hirasé).

més par Hirasé « sphères attractives ». Webber[1] avait donné en 1897 ce nom de blépharoplastes aux corps portant les cils sur les spermatozoïdes du *Zamia*. Cet auteur nie leur caractère de centrosomes puisqu'on ne les trouve que dans les cellules génératrices du grain de pollen et nulle part ailleurs. Les deux traits caractéristiques importants d'un centrosome, continuité de cellule à cellule et formation d'un aster au pôle du fuseau pendant la kariokinèse, ne se trouvent pas chez les corps rencontrés dans les cellules spermatiques des Filicinées et Equisetinées (Belajeff)[2] et chez les Cycadales et Ginkgoales (Ikeno, Hirasé et Webber).

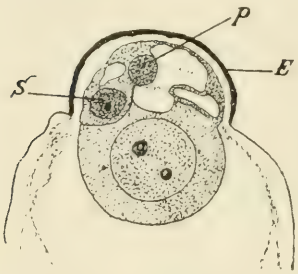


Fig. 194. — Extrémité d'un tube pollinique (24 juillet). gr. 750. (D'après Hirasé).

Le noyau de la cellule génératrice change un peu de forme; il devient concave du côté des sphères attractives, et là apparaissent deux corps sphériques homogènes (fig. 195). Ces deux corps cheminent vers les sphères attractives et grandissent énormément. Le noyau contient deux nucléoles. Avant la fécondation, les quatre noyaux du tube pollinique, c'est-à-dire le noyau d'une cellule prothallienne, celui de la cellule socle, celui de la cellule génératrice et le noyau végétatif, se réunissent vers l'extrémité du tube pollinique qui se dirige vers les

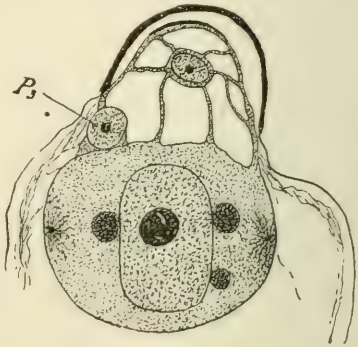


Fig. 195. — Extrémité d'un tube pollinique (6 août). gr. 750. En dehors du noyau se montre une grande granulation. P.: cellule prothallienne.

[1] Webber, H. I., 1897. — [2] Belajeff, W., 1897.

cellules du col de l'archégone mais sans l'atteindre. Chez les autres Gymnospermes les noyaux du tube pollinique se réunissent aussi à l'une des extrémités, mais à l'extrémité croissante, tandis que chez le Ginkgo c'est à l'extrémité de l'exine. Les archégones se sont développés au sommet du prothalle femelle. Celui-ci a fini par réduire le nucelle à une mince couche composée seulement de quelques assises de cellules. En même temps a poussé à son « apex » une saillie qui se développe en mamelon et soutient la protubérance nucellaire (fig. 196).

Fig. 196. — Sommet du prothalle femelle avec deux archégones et une saillie.

Cet ensemble constitue, dit Hirasé, une espèce de tente supportée par un piquet, à l'abri de laquelle les

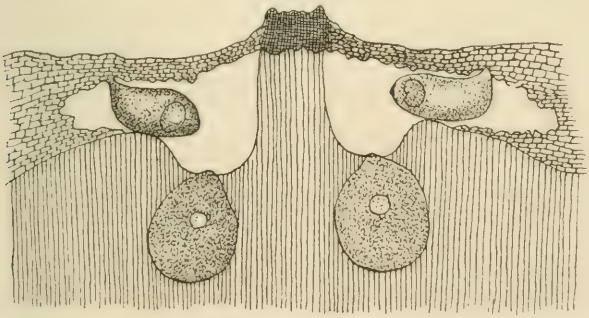


Fig. 197 — Portion d'un nucelle âgé. Sect. longit. de l'ovule à l'état frais. (9 sept.). gr. 36. (D'après Hirasé).

quelques tubes polliniques complètement mûrs peuvent se mettre en sûreté (fig. 197). Hirasé constatant que dans

la nature les tubes polliniques prenaient une direction négativement géotropique, a examiné si ils se dirigeraient autrement au cas où l'on dresserait les ovules ; mais l'expérience a prouvé que le tube était toujours tourné du côté de l'archégone quelle que fût la position de celui-ci. Si il y a géotropisme il est en tout cas annulé par un autre tropisme, probablement le chimiotropisme.

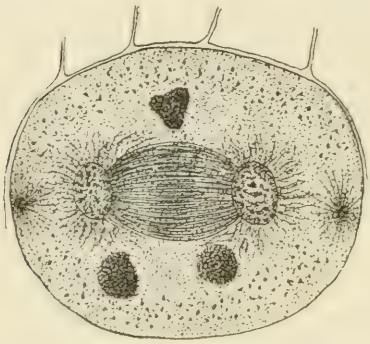


Fig. 198. — Section dans le sens longit. de la « Körperzelle » (12 sept.). gr. 520. (D'après Hirasé).

Quelques jours avant la fécondation la cellule génératrice se divise en deux cellules filles. L'axe longitudinal du fuseau karyokinétique coïncide à peu près avec la ligne de jonction des deux sphères, c'est-à-dire qu'il est perpendiculaire à l'axe du tube, tandis que le plan de séparation des deux cellules filles passe à travers le grand axe du tube pollinique (fig. 198). Chaque cellule fille reçoit un corps sphérique. Une fois la division opérée, le blépharoplaste (centrosome de Hirasé et Ikeno) s'allonge et l'un des bouts se tourne vers le noyau avec lequel il se met en contact. A cet endroit de contact il se produit une protubérance sur le noyau (fig. 199). Non seulement le noyau, mais la cellule fille tout entière se transforme en anthérozoïde. Le blépharoplaste s'allonge en spirale de l'extérieur vers l'intérieur à travers le cytoplasme et forme d'après Hirasé trois tours, d'après Miyake deux

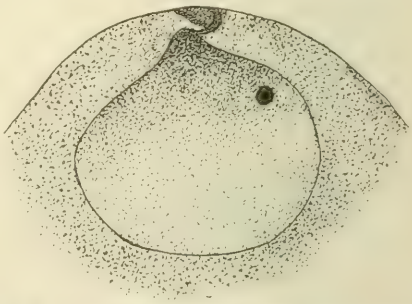


Fig. 199. — Partie terminale d'une cellule mère d'anthérozoïde (12 sept.). gr. 900. (D'après Hirasé).

et demi[1] (fig. 200). Sur cette spirale des cils se développent en abondance, ce qui lui a valu le nom de blépharoplaste (βλεφαρις = cilium; et πλαστος = corpus). Ces cils commencent leur mouvement dans la cellule mère de l'anthérozoïde et, grâce à eux, la position de l'anthérozoïde peut changer. Fujii et Miyake ont constaté la présence de la membrane de la cellule mère après la formation des anthérozoïdes (fig. 201); ce fait n'existe paraît-il ni chez le *Zamia* ni chez le *Cycas*. Une fois libérés de l'enveloppe de la cellule mère, les anthérozoïdes nagent dans le tube pollinique comme deux infusoires. Leur forme est ovale et leur noyau occupe une grande partie de l'intérieur. Le cytoplasme est granuleux et possède à côté du noyau un corps homogène dont la nature et la fonction sont inconnues (fig. 202). Peut-être est-ce de la matière nutritive. La grandeur des anthérozoïdes varie : Hirasé dit qu'ils ont 82 μ de long et 49 μ de large. Miyake les décrit comme ayant 100 à 82 μ de longueur et 50 à 85 μ de largeur. Hirasé a constaté une queue longue de 28 μ à

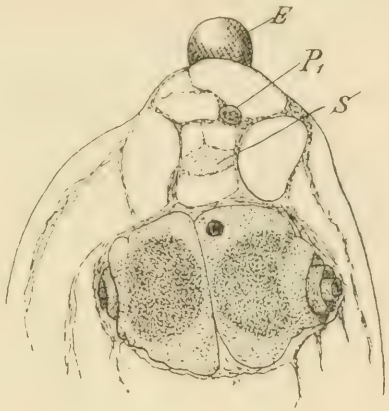


Fig. 200. — Extrémité du tube pollinique. Sect. parallèle au grand axe. (12 sept.) gr. 340. — Deux anthérozoïdes presque mûrs. E. : Exine : P. : noyau du grain de pollen ; S. : nucléus refoulé au moment du développement de la « Körperzelle » et prêt à se désorganiser. (D'après Hirasé).

Fig. 201. — Deux spermatozoïdes vivants dans la cellule mère. Les bandes spiralées portant les cils sont tournées vers l'observateur. D'après Miyake. Gr. environ 200.

[1] Miyake, K., 1902.

l'extrémité postérieure des anthérozoïdes du Ginkgo; Miyake n'est pas d'accord avec lui, mais, d'après ses préparations, il pense que cette soi-disante queue est ou une forme anormale, ou une forme modifiée accidentellement. Miyake a trouvé des anthérozoïdes qui produisaient un appendice avant leur mort. Fujii[1] a vu en 1899 un anthérozoïde avec deux bandes spiralées, et il admet une division du blépharoplaste et la formation de deux spirales sur le noyau.

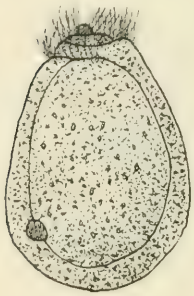


Fig. 202. Spermatozoïde isolé d'après Fujii. gr. 370.

Finalement, le tube pollinique se brise aussi et l'anthérozoïde pénètre dans la cavité qui se trouve entre le sommet du prothalle et le toit du nucelle. Cette cavité est remplie au moment de la fécondation d'un suc probablement sécrété par l'archégone. L'anthérozoïde nage dans ce suc et entre en contact avec le col bicellulaire de l'appareil femelle.

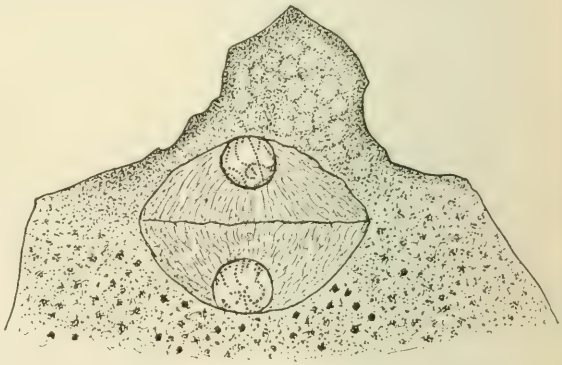


Fig. 203. — Partie sup. d'une oosphère au moment de la formation de la cellule de canal : les deux noyaux sont presque égaux en dimension (gr. 600). (D'après Ikeno).

La date du développement des anthérozoïdes varie d'un endroit à l'autre, peut-être même d'une plante à l'autre. A Tokio, on a pu l'observer du 7 au 22 septembre, à Washington Bessey[2] a constaté des anthérozoïdes mûrs du 25 août au 10 septembre. Nous aurions donc entre l'an-

[1] Fujii, K., 1899. — [2] Bessey, E. A., 1901.

thèse et la fécondation une durée de quatre à cinq mois.

Les phénomènes intimes de la fécondation ont été étudiés par Ikeno[1]. Il a commencé son travail par l'étude de la cellule du canal. Celle-ci est, au début, semblable à la cellule œuf et son noyau de même (fig. 203), mais elle ne tarde pas à se désorganiser, tandis que l'oosphère et son noyau grossissent beaucoup. Ce dernier descend vers le centre de la cellule, il contient à ce moment une masse irrégulière de chromatine et plusieurs nucléoles. La maturité est marquée par la formation d'une charpente nucléaire constituée par un grand nombre de granulations disposées en files plus ou moins nettement marquées. Ikeno conclut que le développement de l'oosphère concorde avec ce qu'il a observé chez le *Cycas révoluta* et ce que Blackman a décrit chez le *Pinus silvestris*[2]. L'un des deux anthérozoïdes seul peut pénétrer dans l'oosphère ; Ikeno n'a pas pu établir le sort de l'autre, mais, par analogie avec ce qui se passe chez le *Cycas révoluta*, il pense qu'il se désorganise très rapidement sur la face externe de l'oosphère.

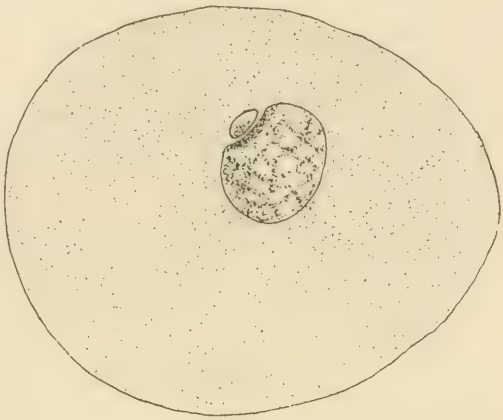


Fig. 204. — Copulation des deux noyaux sexuels (gr. 140). (D'après Ikeno).

Fig. 205. — Noyau d'une oosphère au sein duquel le mâle commence à se dissoudre. (gr. 210). (D'après Ikeno).

[1] Ikeno, M. S., 1901. — [2] Blackman, 1898.

A la question : l'anthérozoïde se débarrasse-t-il de sa couverture cytoplasmique en dedans ou en dehors de l'oosphère? Ikeno répond que ses observations parlent en faveur de la première hypothèse. Il n'a pas pu voir le noyau mâle pendant son trajet vers le noyau femelle. Ce dernier est bien plus grand (10 fois ou même plus) que le noyau mâle. Cette différence de grandeur n'aurait pas de cas analogues parmi les Gymnospermes.

Aussitôt que les deux noyaux entrent en contact l'un avec l'autre (fig. 204), le noyau mâle commence à refouler la membrane du noyau femelle et s'enfonce petit à petit dans ce dernier. La membrane du noyau femelle doit céder et le noyau mâle pénètre dans le noyau de l'oosphère où il finit par se dissoudre (fig. 205). Cette copulation rappelle celle des noyaux sexuels chez le *Cycas révoluta* et Ikeno pense qu'elle s'effectue de cette manière chez tous les *Gymnospermes* sauf les *Gnetacées*. Il a encore observé dans l'œuf fécondé la formation du premier fuseau kariokinétique multipolaire.

Nous voici revenu à notre point de départ : la formation de l'embryon.

CHAPITRE VII

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE UTILITÉ ET CULTURE

Comme nous l'avons déjà vu, le *Ginkgo* se trouve depuis un siècle et demi à peu près en Europe, où il est planté dans des jardins et des parcs. Il y réussit très bien, dans beaucoup d'endroits on en voit de beaux exemplaires, soit mâles soit femelles. A Genève les arbres femelles fructifient et donnent quelquefois des semences avec embryons, mais le plus souvent, surtout quand l'année est pluvieuse, les semences sont dépourvues d'embryons.

Le Ginkgo nous vient de l'est ; d'après Siebold et Zuccarini[1] c'est la Chine, et non le Japon, qui est son pays d'origine. Longtemps on a cru qu'il n'existait plus à l'état sauvage ; dans ces deux pays on ne le rencontre que comme arbre d'ornement ou arbre sacré, autour des tombes, des monuments et des temples ou encore cultivé comme arbre fruitier. Bunge[2], envoyé de la cour de Russie à Pékin le dit : « Rarior in hortis et prope templa buddhaica ». Cet auteur a rencontré près d'un temple (pagode) un arbre de 40 pieds de circonférence et d'une hauteur prodigieuse. Il paraît que dans ce pays ce sont les prêtres qui prennent soin de cette plante (Solms-Laubach)[3]. On en trouve des exemplaires très vieux : quelques individus ont atteint 2000 ou même 4000 ans (Carrière)[4]. Fujii[5] recherche la cause de la disparition du Ginkgo, car les données géologiques montrent que

[1] Siebold, Ph. Fr. et Zuccarini, J. G., 1870. — [2] Bunge, Al., 1831, loc. cit. — [3] Solms-Laubach, comte, 1887. — [4] Carrière, E. A., 1867. — [5] Fujii, K., 1895, loc. cit.

pendant l'ère secondaire le Ginkgo et d'autres espèces de Ginkgoacées ont été très répandus. Il avance deux raisons pour expliquer cette disparition : premièrement le fait que les semences sont utilisées par les hommes à cause de leur albumen farineux; secondement l'extinction des animaux qui, se nourrissant des parties pulpeuses, répandaient ainsi les semences de cet arbre. Fujii a souvent vu des corbeaux avec des graines de Ginkgo dans leur bec, mais il ignore si ces oiseaux mangent les parties pulpeuses. Il pense que ces animaux ne contribuent que peu à la dissémination du Ginkgo. Le fait que les oiseaux peuvent être attirés par l'extérieur du faux fruit du Ginkgo est relevé aussi par Masters[1].

Il y a quelques années on a découvert le Ginkgo à l'état réellement sauvage. Je cite ici le travail déjà mentionné à plusieurs reprises de Seward et Gowan; voici ce que rapportent ces auteurs : « Mrs Bishop (Miss Bird) dit dans une lettre au *Standard* (17 août 1899) avoir rencontré plusieurs beaux spécimens de Ginkgos dans les magnifiques forêts qui entourent les sources de la « Gold River » et d'une plus petite rivière le « Min », dans l'ouest de la Chine ». Le même auteur, dans son livre intitulé : « *Unbeaten tracts in Japan* », décrit un arbre de Ginkgo dans la vallée Lebungé qui, à trois pieds au-dessus du sol, se divise en branches touffues, dont aucune n'a un diamètre inférieur à deux pieds cinq pouces. Un auteur récent exprime dans les *Gardeners Chronicles* (1899, p. 467) l'opinion que le Dr Henry a aussi rencontré le Maidenhair-tree à l'état sauvage dans le nord-ouest de la Chine.

Mais ce n'est pas son pays d'origine d'après Saporta[2]. Les recherches paléontologiques lui font supposer que son point de départ serait la côte occidentale du Groenland. Il aurait trouvé là, dans la première moitié des temps tertiaires, les conditions qu'il exige encore actuel-

[1] Masters, M. T., 1890, loc. cit. — [2] Saporta, G. Marquis de, 1888.

lement pour fructifier; c'est là qu'il se serait adapté à l'abaissement hivernal et qu'il aurait commencé à perdre ses feuilles chaque année.

En Europe, le Ginkgo sert comme arbre d'ornement. Sont feuillage vert clair en été, jaune d'or en automne avant sa chute, contraste bien avec l'aspect sombre des autres Conifères. Comme arbre forestier il n'a pas d'importance en Europe. Grâce à ses grandes dimensions, au port élancé que prend surtout l'arbre mâle et à ses feuilles extrêmement gracieuses, il joue actuellement un certain rôle dans nos jardins paysagers.

D'après Kaempfer[1] son bois est mou et léger et de peu de valeur. Loiseleur Deslongchamps[2] le trouve beaucoup plus solide que les bois blancs d'Europe. Delile dit aussi que son grain est fin et serré et semblable à celui de l'érable. Henkel et Hochstetter[3] décrivent ce bois comme dur et se prêtant au plus beau polissage: en effet les Japonais l'utilisent beaucoup pour l'ébénisterie. D'après ce que j'ai pu vérifier en coupant seulement des branches de peu d'épaisseur, il a m' semblé que le bois était dur et le grain fin. Du reste, on peut constater combien lentement les troncs s'épaississent chez nous, et cette croissance lente prouve un bois dur et serré ; cependant il n'est pas résineux et cela le rend naturellement moins apprécié que certains autres bois des Conifères.

L'amande de la graine, c'est-à-dire l'albumen, est comestible ; on n'y trouve que de l'amidon, tandis que la plupart des autres Conifères ont de l'huile et de l'aleurone dans leur albumen. Toutefois en Europe les semences du Ginkgo ne sont guère utilisées. Au Japon et en Chine on les mange, soit grillées, soit autrement. Siebold rapporte que tous les mets un peu rares des Japonais sont accommodés avec ces graines. On les

[1] Kaempfer, E., 1712, loc. cit. — [2] Loiseleur Deslongchamps dans Loudon, J. C., 1838. — [3] Henkel, J. B., et Hochstetter, W., 1865.

trouve dans le commerce, mais auparavant elles sont traitées à l'eau salée pour les nettoyer de leur enveloppe.

Le Ginkgo prospère dans n'importe quel terrain, lourd comme léger, mais il préfère pourtant les terrains chauds et légers. Ce qu'il aime avant tout c'est l'isolement; ce n'est pas un arbre de forêt. Il supporte les froids les plus rigoureux. Sa multiplication se fait principalement par les semences; on sème celles-ci aussitôt qu'elles sont récoltées, autrement elles perdent leur faculté germinative. Les plantules se développent très vite, mais exigent, dans leur première jeunesse, une protection qui devient bientôt superflue. C'est seulement par semis que l'on obtient de beaux arbres élancés. Par boutures et marcottes, comme cela se pratique surtout au Japon, on n'obtient que des variétés plus ou moins rabougries qui ne produisent pas de fleurs. On fait les boutures à la fin de l'été, ou avec des pousses jeunes au commencement de l'été. En Europe le Ginkgo femelle a été multiplié par greffes; l'arbre de Bourdigny, près de Genève, a fourni les greffons qui ont été greffés sur des branches de Ginkgo mâle.

Les Japonais cultivent en pots des Ginkgos nains obtenus artificiellement; ils montrent des plantes qui ont 50 à 100 ans et présentent seulement une hauteur de 50 à 60 cm. Ces produits des habiles jardiniers japonais sont, paraît-il, très appréciés et très bien payés dans leur pays.

Depuis longtemps déjà on peut distinguer plusieurs formes ou variétés de Ginkgos. Lorsque les feuilles sont divisées profondément on a la forme *laciniata*.

Ginkgo biloba laciniata, *Hort*.

Une forme avec des feuilles très grandes est appelée *macrophylla*, *Salisburia macrophylla*, *Regn*, ou

Salisburia adiantifolia macrophylla Gord-Pinet 299. Cette dernière a été obtenue par Regnier, d'Avignon, en 1850, et pousse en pyramide : d'après Henkel et Hochstetter elle vient du Japon.

Ginkgo biloba variegata Hort ou

Salisburia adiantifolia variegata Hort, Kew hort. 1854, p. 412.

Carrière, t. Conif., p. 504.

Gord-Pinet, p. 300,

est la forme avec des feuilles panachées jaunes et vertes. Elle a été obtenue par A. Leroy, pépiniériste à Angers.

Siebold mentionne une forme *pendula* avec des branches pendantes.

Ginkgo biloba pendula hort. C. von Geert. Catal. 1862. Sa tige est aussi inclinée, et Carrière suppose que cette forme n'est qu'un accident.

CHAPITRE VIII

LES GINKGOACÉES FOSSILES

Je m'efforcerai de résumer, aussi courtement que possible, les travaux des phytopaléontologistes sur les Ginkgoacées. L'étude si substantielle de SEWARD et GOWAN m'a été d'un grand secours. En 1881, HEER[1] a publié un important travail sur l'histoire des Ginkgoacées dans lequel il a résumé les faits connus jusqu'alors. Il reconnut huit genres et soixante et une espèces appartenant à l'ère paléozoïque, mésozoïque et tertiaire. Le mésozoïcum, surtout, était riche. Dans l'est de la Sibérie il y avait à cette époque un vrai foyer de Ginkgoacées. HEER y a distingué vingt-six espèces différentes. Il donne une liste très complète des fossiles des différentes époques et des différents pays, mais SEWARD et GOWAN font sortir de cette liste quelques espèces et ils y en ajoutent de nouvelles

Ginkgoacées paléozoïques.

De l'ère paléozoïque il ne nous est guère conservé autre chose que des feuilles datant du carboniférien et du permien. Heer indique le *Dicranophyllum gallicum* et le *Dicranophyllum striatum* trouvés par GRAND'EURY dans les couches supérieures de la houille à Saint-Etienne. Il est caractérisé par des feuilles étroites et bilobées dont les traces foliaires couvrent les branches.

En outre, Heer cite *Trichopitys heteromorpha* Sap. que SAPORTA[2] avait constaté dans le permien de Lodève (midi de la France). Ce genre est représenté par des feuilles qui se divisent plusieurs fois dichotomiquement ; à la base d'un rameau latéral elles ne sont pas divisées ou très peu. Dans l'aisselle de la

[1] Heer, O., 1881. — [2] Saporta, G. marquis de, et Marion, A. F., 1885.

feuille, on trouve quelquefois des espèces de bourgeons que SAPORTA explique comme un ovule unique entouré à sa base d'une cupule bipartite. SOLMS-LAUBACH, SEWARD et GOWAN trouvent qu'on n'a pas assez de preuves pour justifier l'inclusion du Trichopitys dans les Ginkgoacées.

Enfin, HEER nomme parmi les fossiles paléozoïques *Baiera digitata* Brgn. des schistes cuivreux de Mansfeld et de Boda près de Fünfkirchen (Hongrie) et *Baiera Grasseti* Sap. de Lodève. Le nom de Baiera a été donné par BRAUN à des feuilles triasiques qui ressemblent aux feuilles du Ginkgo, mais en étant beaucoup plus découpées. BRAUN et SCHENK les classent parmi les Fougères. SCHENK rappelle à leur sujet le Cyclopteris digitata Brgn. SCHIMPER[1], par contre, rappelle le Jeanpaulia. Ces feuilles triasiques sont décrites sous le même nom aussi chez LINDLEY et HUTTON[2]. HEER réunit les deux genres aux Ginkgoacées ; il dit que Baiera digitata est le prédécesseur de Baiera longifolia du jurassique, et que le Lepidostrobus attennuatus de GŒPPERT était probablement l'axe floral mâle de Baiera digitata.

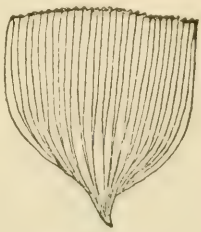


Fig. 206. — Feuille de Whittleseya élégans Newb. (D'après Saporta et Marion).

Le *Baiera Grasseti* de Heer (schistes permiens de Lodève, Hérault), est le Ginkgophyllum Grasseti Sap., que son auteur intercale entre les Salisburia proprements dits et les Baiera. Il a des feuilles irrégulièrement divisées et un limbe décurrent. SAPORTA ajoute encore d'autres Ginkgophyllum p. ex. le G. Kamenskianum du permien russe et le G. flabellatum Sap. (Psygmophyllum flabellatum Schimp) du permien de l'Oural. LINDLEY et HUTTON décrivent la même plante comme une espèce de Noeggerathia. Seward et Gowan ainsi que Solms-Laubach placent aussi ces genres dans les Ginkgoacées douteuses.

[1] Schimper, W. Ph., 1869. — [2] Lindley, J. et Hutton, W., 1838.

Il y a encore d'autres Baiera paléozoïques, p. ex. *Baiera virginiana Font. and Wh.* du permien de Virginie. C'est au jurassique que ce genre se développe et forme un passage aux feuilles de Ginkgo.

On peut ranger également parmi les genres douteux le *Rhipidopsis* du permien russe, qui, d'après Schmalhausen se rapprocherait du Ginkgo. Les feuilles sont palmées

Fig. 207. — Ginkgo primigenia Sap. (D'après Saporta et Marion).

et de grandes dimensions et leurs nervures divisées dichotomiquement comme chez le Ginkgo. Kurtz a signalé ce genre pour le permien de la République Argentine.

Fontaine et White décrivent, sous le nom de *Saportæa* des feuilles trouvées dans la houille de Virginie : leur forme est semblable à celle des feuilles du Ginkgo.

Le *Gomphostrobus* a été trouvé par Marion dans le permien de Lodève ; Seward et Gowan disent qu'il a une trop vague ressemblance avec le Ginkgo pour pouvoir

être compris dans la liste des parents probables de l'espèce récente.

Lesquereux décrit quelques espèces du genre *Whittlesseya* trouvées dans le terrain houiller des Etats-Unis (Ohio, Pensylvanie, Arkansas). Ce genre est, d'après Zeiller[1], le plus ancien représentant connu de la famille des Salisburiées (fig. 206) Il possède des feuilles simples à bord supérieur droit ou ondulé, dentelé ; les bords latéraux sont parallèles et la base arrondie se prolonge en un pétiole ; les nervures du limbe, peu serrées et presque parallèles, sont très apparentes.

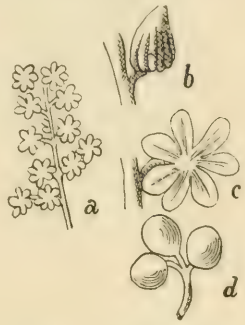


Fig. 208. — Baiera Munsteriana. *a*) fleur mâle ; *b*) étamine avant la déhiscence ; *c*) étamine après la déhiscence ; *d*) ovules. (D'après Heer.)

On a trouvé aussi dans l'ère paléozoïque le genre Ginkgo lui-même. Saporta et Marion donnent des dessins de feuilles de *Salisburia primigenia* Sap.[2], découvertes par Grand'Eury dans le permien moyen de l'Oural. Ces feuilles ressemblent à celles du Ginkgo et offrent en particulier des variations de forme correspondant à celles du Ginkgo actuel (fig. 207). Arcangeli a cité le Ginkgo primigenia du permien de l'Italie.

Fig. 209. — Ginkgo antarctica Sap. Australie. (D'après Saporta et Marion.)

Ginkgoacées triasiques

Pour la période triasique, Heer cite *Baiera furcata* Hr. conservé dans le Keuper de Bâle et de Würzbourg. Dans l'étage rhétien, il a trouvé plusieurs espèces du genre Baiera et d'autres genres. Il mentionne *Baiera Munsteriana* Presl. de Bayreuth en Franconie et de Palsjö. Cette espèce caractérise bien le genre Baiera par

[1] Zeiller, R., 1900. — [2] Saporta, G., marquis de, 1882.

ses feuilles divisées en nombreux segments (jusqu'à 24), par ses multiples sacs polliniques (5 à 7) placés autour du filet dans une position radiaire, et par ses ovules nombreux (6). Dans une étamine non mûre, les sacs polliniques pendent du filet comme c'est le cas chez le Taxus, tandis qu'après la déhiscence ils s'étalent en étoile autour du sommet ou filet (fig. 208). Les feuilles sont plus ou moins coriaces et se divisent plusieurs fois dichotomiquement, de sorte que les derniers segments sont presque linéaires et terminés en pointe.

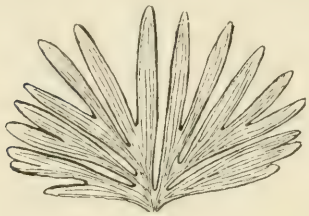


Fig. 210. — Baiera gracilis.

Il mentionne encore *Baiera minuta* Nath. de Schonen, qui serait, d'après Seward et Gowan, probablement une Fougère; *Baiera paucipartita* Nath. de Schonen et Scania ; *Baiera curvata* Nath. de Schonen ; *Baiera tæniata* Brauns-Schenk de Bamberg; *Baiera Geinitzi* Nath. de Schonen (Palsjö); *Baiera marginata* Nath. de Helsingborg : *Ginkgo crenata* Brauns spec. Nath. de Steinstedt.

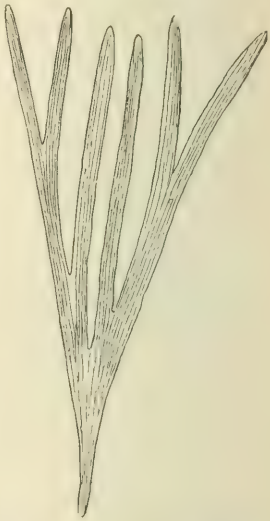


Fig. 211 *a*. — Feuille de Baiera gracilis. (D'après Heer, *Flore Jurassique de la Sibérie*, Pl. VII), p. 52.

Heer place également ici *Czekanowskia rigida* Hr. de Schonen, *Czekanowskia longissima* Nath. (Bjuff) et *Phœnicopsis primæva* Nath. (Bjuff). La position de ces deux derniers genres est moins sûre. Heer décrit une fructification de Czekanowskia : mais il dit lui-même que le port rappelle davantage celui d'un Ephedra que celui d'une Ginkgoacée. Les deux

Fig. 211 *b*). — Semence de Baiera longifolia. (D'après Heer, *Nachträge zur Jura-Flora*).

genres avaient des rameaux courts qui se détachaient en entier de l'arbre : le premier possédait des feuilles très divisées dichotomiquement, tandis que chez le second les feuilles étaient entières.

Fig. 212. — Feuille de Baiera Czekanowskiana. (D'après Heer, *Flore Jurassique de la Sibérie*, Pl. VII, p. 56).

Parmi les genres triasiques nommons encore : *Baiera multifida* Font. de Virginie, qui ressemble à Salisburia palmata Ratte de l'Australie ; *Baiera Steinmänni* Solms du rhétien du Chili : *Baiera Schenki* Feist. de l'Afrique du Sud ; *Baiera Virginiana* Font. and Wh. que nous avons déjà rencontré dans le permien ; *Ginkgo antarctica* Sap. (fig. 209.) de l'Oolithe inférieur de New-South-Wales (Australie). Sa feuille ressemble beaucoup aux feuilles non lobées du Ginkgo. Le limbe est entier et le pétiole court, les nervures se divisent dichotomiquement et partent de deux faisceaux venant du pétiole. *Ginkgo bidens* Shir. de Queensland semblable à *Baiera gracilis Bumb* de l'Oolithe inférieur de Yorkshire (fig. 210). *Ginkgo Simmondsi* Shir. et *Baiera Ginkgoïdes* Shir.

Fig. 213*a*. — Feuille et semence de Ginkgo digitata Heer. (D'après Heer, *Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens*, Pl. X.)

Schenk a décrit sous le nom de *Stachiopitys Preslii* des fleurs mâles qu'il a trouvées dans le rhétien de Bamberg avec *Baiera longifolia*. Leurs sacs polliniques étaient au nombre de cinq ou six en verticille au sommet d'un filet, soit pendants, soit étalés en étoiles : les chatons mâles ressemblent à ceux de B. Munsteriana.

Ginkgoacées jurassiques

L'époque jurassique est bien plus riche en Ginkgoacées que les époques précédentes. Heer en a fait une étude magistrale dans sa grande « Flora fossilis arctica ». Je citerai en premier lieu, d'après Heer, *Baiera longifolia* Heer ou *Dicropteris longifolia* Pomel, ou *Jeanpaulia longifolia* Sap. de la Sibérie (Ust Balei), du voisinage de l'Amour et du Bureja, du Spitzberg (Cap Boheman) (fig. 211). Ses feuilles sont rigides, le pétiole peu développé et le limbe divisé dichotomiquement deux ou trois fois ; le nombre des segments étant, en général, de quatre à six, mais pouvant descendre à trois. Les fossiles de Ust Balei montraient des chatons mâles de 23 millimètres de long et 10 de large. L'axe du chaton est mince et les étamines arrangées en verticille ; cinq ou six petits sacs polliniques sont arrangés en étoiles autour du filet ; ils sont comparables à ceux du Taxus. Le connectif du filet se prolonge en un bec comme on le voit quelquefois chez les étamines du Ginkgo biloba. Auprès de ces feuilles, Heer a trouvé des semences ressemblant à celles du Ginkgo biloba.

Fig. 213 *b*. — G. integriuscula, Id., 44.

Baiera Czekanowskiana Heer, de la Sibérie (Ust Balei), dont on a trouvé des semences et des fleurs mâles (fig. 212). Ses feuilles sont divisées dichotomiquement en six

ou huit segments linéaires terminés en pointe à l'extrémité, leurs pétioles sont courts ; cette espèce est

Fig. 214. — Feuille et semence de Ginkgo Huttoni (D'après Heer, *Jura-Flora Ost-Sibiriens.*)

voisine de l'espèce précédente avec la différence que cette dernière avait des segments foliaires arrondis à l'extrémité.

Baiera gracilis Bunb. près de Scarborough (Angleterre, étage bathonien) possède des feuilles coriaces à long pétiole ; elles se divisent d'abord en deux segments qui se divisent à leur tour plusieurs fois dichotomiquement ; les lobes minces et allongés ont des nervures fines, droites et parallèles et se terminent en pointe. Nous l'avons déjà rencontré dans le triasique (fig. 210). Il sert de transition entre les genres Baiera et Ginkgo. Saporta le rapproche de Baiera Munsteriana.

Fig. 215. — Feuille de G. Schmidtiana. (D'après Heer, *Jura-Flora, Ost.-Sibiriens*, p. 60, pl. VII.)

Dans le genre Baiera on peut encore énumérer *Baiera pulchella* Heer de la Sibérie (Ust Balei) près de l'Amour et du Bureja, de l'île Andö en Norvège et du Canada ; *Baiera palmata* Heer de la Sibérie (Ust Balei) près de

l'Amour ; *Baiera Phillipsi* Nath. de l'Angleterre et du Canada ; *Baiera Lindleyana* Schimp. de l'Angleterre.

Fig. 216. — Feuille de G. flabellata. (D'après Heer, *Jura-Flora Ost.-Sibiriens*, p. 60, pl. VII.

Le genre Ginkgo est fortement représenté dans le jurassique. Je commencerai par *Ginkgo digitata* Heer de Scarborough (Angleterre), Cap Boheman (Spitzberg), Kamenka (Sud de la Russie), Meretskoja (Sibérie) (fig. 213). Ce fossile a été réuni aux Fougères par Brongniart, mais les feuilles bien conservées du cap Boheman ont convaincu Heer qu'il avait affaire avec le genre Ginkgo ; il a trouvé à côté d'une feuille une semence qu'il a attribuée au Ginkgo digitata. Heer distingue plusieurs variétés : G. digitata biloba, G. digitata quadriloba, avec des rameaux courts, G. digitata multiloba, G. digitata angustiloba. Cette espèce rappelle beaucoup par ses variations de feuilles le Ginkgo biloba actuel. Heer, dans ses « *Nachträge zur Jura Flora Sibiriens* » considère comme une variété du Ginkgo digitata le G. integriuscula du Cap Boheman (Spitzberg) : feuilles non divisées et plus petites que celles du Ginkgo biloba. On n'a pas trouvé le pétiole.

Fig. 217 *a*. — Feuille de Ginkgo sibirica. (D'après Heer, *Jura-Flora Ost.-Sibiriens*, pl. VII.)

Fig. 217 *b*. — Semences de G. sibirica Heer, *Nachträge zur Jura-Flora Sibiriens*, pl. IV.

Ginkgo Hutloni Sternb. de Scarborough (Angleterre), Cap Boheman

(Spitzberg). Ust Balei (Sibérie), près du Kaja (fig. 214). Sa feuille a deux lobes principaux subdivisés chacun en deux, qui sont oblongs, obtus, entiers, leurs nombreuses nervures sont dichotomiques, le pétiole est long mais mince. Heer a trouvé à l'embouchure du Kaja des appareils reproducteurs mâles et femelles auprès de ces feuilles : ils ressemblaient à ceux du Ginkgo biloba.

Fig. 218. — Feuille de G. pusilla Heer. (D'après Heer, *Jura-Flora Ost.-Sibiriens*, p. 61, pl. VII.)

Ginkgo integerrima Schmalh. du Tunguska (Sibérie) à grandes feuilles, plus larges que hautes, sur un pétiole court et épais. Les nervures sont nombreuses et se divisent dichotomiquement. *Ginkgo Schmidtiana* Heer d'Ust Balei (Sibérie) (fig. 215). Les feuilles de cette espèce sont profondément divisées en six à huit lobes ovales et lancéolés, les nervures sont dichotomes et courbées en arc, conniventes au sommet, il y en a cinq à sept. *Ginkgo flabellata* Heer d'Ust Balei et près de l'Amour (fig. 216). Ici nous avons de petites feuilles à contour réniforme comme chez G. Schmidtiana : leurs huit à quatorze lobes profondément divisés sont oblongs, arrondis au sommet et possèdent trois à cinq nervures longitudinales. Le pétiole est long et mince. *Ginkgo sibirica* Heer d'Ust Balei (Sibérie) près de l'Amour et du Bureja,

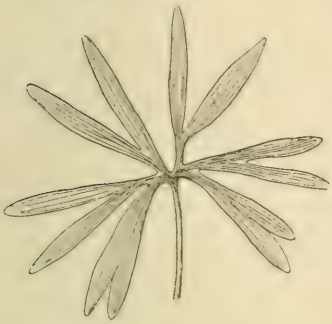


Fig. 219. — Feuille de G. lepida Heer. (D'après Heer, *Jura-Flora Ost.-Sibiriens* pl. VII.)

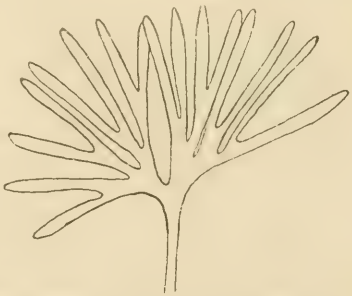


Fig. 220. — Feuille de Ginkgo concinna Heer. (D'après Heer, *Jura Flora Ost.-Sibiriens*, pl. VII.)

vallée de Te Torigava (Japon) et du Canada (fig. 217 a). Ses feuilles, à long pétiole, ont huit à onze lobes profonds, obtus au sommet, et qui se divisent quelquefois en lobules plus ou moins marqués ; on voit dans les lobes cinq ou six nervures presque parallèles. Heer a attribué au G. sibirica des fleurs mâles et femelles. Les premières, plus grandes et plus épaisses que celles du Ginkgo actuel ont de nombreuses étamines possédant chacune deux ou trois anthères. Les semences sont globuleuses et leur sommet forme un bec ; elles sont notablement plus petites que celles du Ginkgo biloba et adhèrent souvent à l'écaille ovulifère. (fig. 217 b).

Fig. 221. — Feuille de Ginkgo arctica Heer. (D'après Heer, *Flora fossilis arctica* 3 Bd., p. 37.)

Ginkgo pusilla Heer d'Ust Balei, embouchure du Kaja et près du Bureja (Sibérie) (fig. 218). Feuilles à pétiole court, divisées en cinq lobes dont chacun se sépare ensuite en deux, ce qui donne finalement dix lobes. Cette espèce ressemble un peu à G. flabellata, mais elle est plus petite. On a trouvé dans le voisinage des semences qui appartiennent peut-être à cette plante.

Fig. 222. — Feuille de Ginkgo Jaccardi Heer. (D'après Heer, *Flora fossilis helvetiæ*, p. 146.)

Ginkgo Czekanowskii Schmalh. près du Tunguska (Sibérie). Feuilles petites à pétiole court et assez épais ; le rameau, court, grêle, en porte un petit nombre ; le limbe est réniforme et se divise en six lobes tronqués, obtus ; chaque lobe est parcouru par deux à quatre nervures, qui, dans les figures données par Schmalhausen, paraissent se réunir en un

seul faisceau, ce qui n'arrive jamais dans les feuilles des Ginkgoacées.

Ginkgo lepida Heer d'Ust Balei (Sibérie) (fig. 219) se rapproche du G. sibirica, mais les lobes sont plus profondément découpés et à extrémités plus pointues. On a cru voir une parenté entre cette espèce et la Baiera gracilis, mais Heer dit que cette dernière a des lobes plus étroits qui s'amincissent plus graduellement vers le pétiole.

Ginkgo concinna Heer d'Ust Balei (Sibérie) (fig. 220) possède des feuilles à lobes très étroits et allongés que parcourent seulement deux, rarement trois nervures; il ressemble étrangement à Baiera gracilis, si bien qu'on pourrait être tenté de les réunir.

Ginkgo cuneata Schmalh. de la Sibérie, à grandes feuilles longuement pétiolées, parcourues par des nervures qui se divisent plusieurs fois dichotomiquement. Sa position paraît être douteuse.

Ginkgo Whitbiensis Nath. de l'Angleterre ; on l'a comparé à *Ginkgo polaris* Nath. de la terre François-Joseph ; cette espèce prouve l'extension arctique des Ginkgoacées. Feistmantel a décrit un spécimen très imparfait des Indes comme un G. sp. mais les Indes n'ont fourni des fossiles dont on soit sûr qu'ils appartiennent à cette famille ni dans le carboniférien ni dans le mésozoïque.

Fig. 223 *a*. — Feuille de Ginkgo primordialis Heer. (D'après Heer, *Kreideft. der arc. Zone*, p. 100, Fig. 3, pl. XXXII.)

Dans le Wealden, on a trouvé le *Ginkgo pluripartita* Heer (ou Baiera pluripartita Schimp. ou Cyclopteris digitata Dunk.). Heer le rapproche de G. digitata. Il a un limbe étalé, divisé profondément en huit lobes et souvent plus ; ces lobes sont lancéolés, arrondis au bout et par-

courus par de nombreuses nervures dichotomiques. Le pétiole est long et mince. Il se rapproche aussi beaucoup du G. arctica Heer du Crétacique quoique ses dimensions soient plus grandes et son limbe plus divisé.

Heer place encore dans le triasique *Trichopitys*, *Rhipidopsis* que nous avons déjà rencontré dans l'ère paléozoïque et dont le premier était connu depuis longtemps sous le nom de Solenites furcata Lindl.[1]), ensuite *Czekanowskia* et *Phœnicopsis*. La position de ces quatre genres est encore assez douteuse ; on peut dire que leur parenté avec l'espèce récente est très vague.

Ginkgoacées crétaciques

Dans cette période nous avons déjà une forte diminution des Ginkgoacées. Je suis toujours la nomenclature de Heer :

Baiera cretosa Schenk de Wernsdorf (Moravie), Avkrusak (Groenland) Cap Staratschin (Spitzberg).

Baiera dichotoma Heer de Kome, Avkrusak (Groenland) et du Cap Staratschin (Spitzberg).

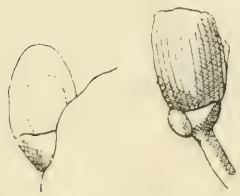


Fig. 223 *b* — Semence de Ginkgo primordialis. (D'après Heer, *Kreideft. der arct. Zone*, p .100, Fig. 2.)

Ginkgo arctica Heer de la Craie urgonienne du Groenland (fig. 221), se rapproche beaucoup, comme nous l'avons déjà constaté, du Ginkgo pluripartita Schimp. La feuille a la même grandeur et se divise aussi profondément en huit lobes qui sont moins arrondis à l'extrémité : les nervures sont plus fines et généralement non bifurquées.

Ginkgo Jaccardi Heer du Val-de-Travers (Ct. de Neuchâtel) (fig. 222) dans l'Aptien inférieur se rapproche du G. digitata du jurassique inférieur : il a aussi des feuilles palmées très découpées avec des lobes tronqués à leur extrémité : cependant il se sépare du G. digitata par ses

[1] Lindley, J. et Hutton, W., 1837.

nervures simples non bifurquées dichotomiquement. Cette particularité, comme aussi les lobes tronqués, le sépare du G. pluripartita Schimp. du Wealden.

Ginkgo primordialis Heer de la craie cénomanienne et turonienne de l'Atanekerdluk inférieur (Groenland) (fig. 223). Feuille à long pétiole dont le limbe réniforme est deux fois plus large que haut et non divisé. Il a des nervures délicates, sa base est échancrée et non décurrente sur le pétiole. La partie supérieure du pédoncule est élargie comme chez l'espèce actuelle ; elle se termine par deux cupules dont celle de droite seule porte une semence (fig. 223 b) longue de 16 mm. et large de 10 mm. La surface de la semence est ridée, fait qui provient sans doute du desséchement de la partie charnue.

Fig. 224. — Feuille avec rameau court de Ginkgo multinervis Heer. (D'après Heer *Flora der Ataneschichten*, p. 46.)

Ginkgo multinervis Heer du Groenland (fig. 224). Cette figure montre à côté de la feuille un rameau court avec des traces foliaires. Il ressemble à G. arctica, mais s'en distingue par ses nervures plus nombreuses, plus fines et plus serrées et par ses lobes de feuille non arrondis dans le bout et qui se divisent encore une fois en deux lobules.

Ginkgoacées tertiaires

Dans l'ère tertiaire, nous voyons des espèces de Ginkgoacées qui ressemblent déjà énormément au Ginkgo biloba actuel ; le *Ginkgo adiantoïdes* Mrg. de Sinigaglia (Italie) Atanekerdluk supérieur, Disco (Groenland) la Sibérie, l'Ecosse et l'Amérique du Nord (fig. 225)

s'y rattache étroitement. Heer est tenté de croire que les deux espèces n'en font qu'une. Pourtant il indique chez le G. adiantoïdes des nervures plus serrées et un

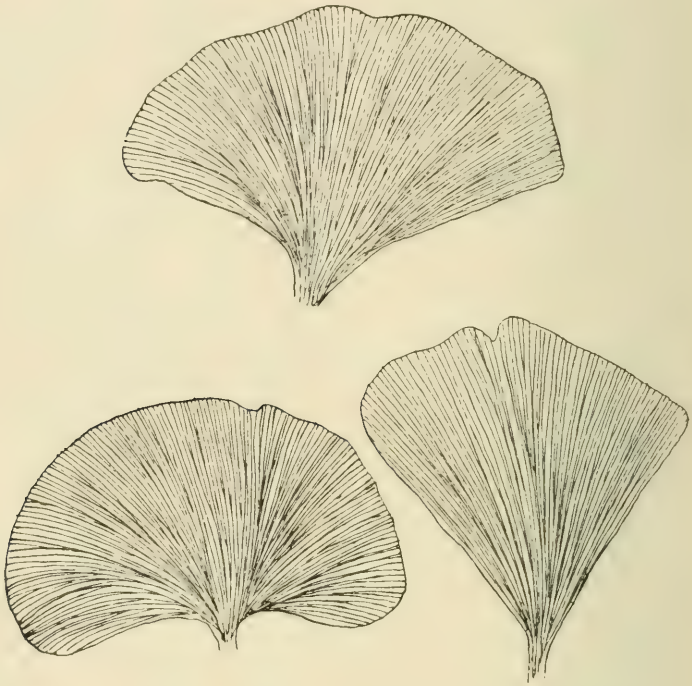


Fig. 225. — Feuilles de Ginkgo adiantoïdes Heer. (D'après Heer, Miocene-Flora von Sachalin, p. 21 et Heer, Tertiaire-Flora von Groenland, p. 57.

bord moins crénelé. Gardner pense que l'on ne peut avoir de doutes sur l'identité du Ginkgo adiantoïdes et du Ginkgo biloba ; il propose pour le premier le nom de G. biloba hebraidica.

Ginkgo borealis Heer de l'Atanekerdluk, île de Disco (Groenland) possède des feuilles cunéïformes s'élargissant moins rapidement que celles du Ginkgo adiantifolia. Heer le classe comme variété du G. adiantoïdes, car il dit avec raison que le genre actuel présente aussi sur le même arbre des formes de feuille différentes.

Ginkgo Procaccinii Massal. a une feuille bilobée, mais Heer dit fort justement que ce caractère n'a pas une grande valeur, puisque l'espèce actuelle aussi peut porter sur le même arbre des feuilles non lobées et lobées.

Ginkgo reniformis Heer de la Sibérie (Heer, Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes (St-Pétersbourg 1878, p. 32). Le limbe ne s'amincit que peu vers le pétiole ; cette particularité le distingue du Ginkgo adiantoïdes et de l'espèce actuelle, comme aussi les nervures moins serrées ; Heer affirme que le *G. integriuscula, primordialis, reniformis, adiantoïdes et biloba*, forment une série de genres proches parents qui sont en relation génétique les uns avec les autres.

Je mentionnerai encore parmi les Ginkgoacées tertiaires : *Ginkgo Laramiensis Ward.* de la couche Laramie de l'Amérique du Nord ; *Ginkgo binervata Lesq.* des schistes rouges miocènes de l'Etat du Mississipi, n'est probablement pas une Ginkgoacée, puisque sa feuille ne présente qu'une seule nervure.

Si nous examinons les Ginkgoacées à travers les âges, nous sommes frappés par la ressemblance qui existe entre les feuilles de *Ginkgo primigenia* du permien et le genre actuel. C'est d'autant plus remarquable que la plupart des représentants anciens des Ginkgoacées appartiennent aux genres *Baiera* etc., qui ont les feuilles beaucoup plus divisées que les Ginkgo proprement dits. Cette ressemblance est plus grande encore dans la période jurassique, où les Ginkgoacées sont les plus répandues, surtout dans les régions septentrionales. Dans le crétacique et le tertiaire on les trouve plutôt vers le sud, où elles se sont étendues probablement pour échapper aux conditions climatériques défavorables, preuve en soit le *G. Jaccardi* du crétacique, et le *G. adiantoïdes* qui s'est montré d'abord dans l'éocène d'Angleterre et plus tard dans le sud du continent européen, à Sinigaglia, dans le miocène. Le fait qu'on rencontre le Ginkgo adiantoïdes à la même époque, dans des endroits si éloignés l'un de l'autre que

Sinigaglian (Atanekerdluk et l'île de Disco, Grœnland), en Sibérie, en Ecosse et en Amérique du Nord, prouve combien cet arbre était plus répandu en ce temps-là que de nos jours.

C'est dans la région septentrionale, probablement au Grœnland, qu'il faut chercher le point de départ du Ginkgo biloba. Refoulé vers le sud, il a choisi comme patrie l'ouest de la Chine, trouvant là des conditions de vie plus ou moins avantageuses qui lui ont permis de se propager encore spontanément.

Si les feuilles fossiles des Ginkgoacées que nous venons d'énumérer nous permettent de conclure dans cette direction-là, nous ne pourrions pas en dire autant des fleurs femelles. Heer a fourni plusieurs dessins de semences fossiles qu'il attribue avec plus ou moins de raison au genre Ginkgo ; mais lorsqu'on trouve ces semences séparées de la plante il est certainement difficile de les classer, et elles ne nous aident que peu à déterminer telle ou telle espèce. Dans certains gisements les feuilles des Ginkgoacées sont si nombreuses, qu'on peut supposer y trouver aussi des organes reproducteurs. Les specimens de fleurs mâles ne sont pas rares, et on peut dire presque avec certitude qu'elles appartiennent aux Ginkgos ou Baieras.

L'opinion de Seward et Gowan est que le fossile *Beania gracilis* est probablement la fleur femelle d'une plante avec des feuilles du type Ginkgo ; ce fossile a été décrit en 1869 par Carruthers[1]. Celui-ci, comme Schimper[2] et d'autres, le considèrent comme une fleur cycadéenne ; Potonié préfère lui donner le nom générique de *Zamiostrobus*. Seward et Gowan justifient leur manière de voir par les considérations suivantes : les troncs cycadéens du jurassique et du crétacique portaient des fleurs qui différaient considérablement de celles des Cycadacées récentes. Les deux auteurs anglais voient les preuves

[1] Carruthers, W., 1869. — [2] Schimper, W. Ph., 1869.

de ce qu'ils avancent dans l'étude de spécimens anglais, italiens, français, allemands et américains. Il paraît qu'on ne connaît aucun exemplaire satisfaisant d'une fleur cycadéenne mésozoïque construite sur le même type que la fleur femelle des Cycadacées récentes, et qui puisse être réunie raisonnablement à une plante portant un feuillage cycadéen. En outre les semences détachées ne sont pas rares dans le jurassique anglais et paraissent être identiques à celles portées par le type floral *Beania* ; elles sont caractérisées par la possession d'un tégument charnu qui, à l'état fossile, présente une apparence ridée comme Heer l'a constaté pour le *Ginkgo primordialis*. Seward et Gowan trouvent que la fleur du *Beania gracilis* est construite sur le même plan que la fleur du Ginkgo, et diffère de la fleur femelle de l'espèce actuelle par le plus grand nombre des ovules et la manière dont ils sont attachés au pédoncule, car ils pendent à la face inférieure de l'expansion sporophylléenne. Si nous imaginons, disent-ils, les ovules du Ginkgo tournés autour d'un angle de 180°, nous aurons alors l'arille dans la même position que l'expansion peltée du genre Beania. Seward et Gowan invoquent en outre en faveur de leur opinion, les fleurs anormales du Ginkgo décrites par Fujii. Mais Nathorst[1] a déterminé dans les fossiles récoltés en 1883 pendant l'expédition de Nordenskiöld, une nouvelle Beania qu'il nomme *Beania Carruthersi ;* et il dit qu'il s'agit probablement d'une fleur mâle dont les sporophylles auraient la même apparence extérieure que les fleurs femelles connues de *Beania gracilis*. Si les corpuscules au bout des sporophylles sont vraiment des anthères, alors le rapprochement entre le Beania et le Ginkgo ne peut pas être fait.

[1] Nathorst, A. G., 1902.

CONCLUSION

De mon étude passablement étendue sur le *Ginkgo biloba*, il ressort qu'il faut établir pour cette plante une classe à part dans l'embranchement des Gymnospermes : toutefois le Ginkgo biloba est plus rapproché des Taxacées que des Cycadacées avec lesquelles la prétendue parenté n'est pas très grande. En ne considérant que des détails, on peut toujours trouver des liensde parenté qui, alors, n'ont que peu de valeur. Excepté par les spermatozoïdes et certains caractères des ovules et des faux-fruits, le *Ginkgo* diffère complètement du *Cycas* par l'ensemble du port, l'anatomie, les feuilles et leur structure, les rameaux courts et longs, les étamines, la formation de l'embryon, etc. ; il ne peut être question de faire dériver les Ginkgoacées des Cycadacées qui ne sont du reste pas plus anciennes que les Ginkgoacées. Scott[1] dit que le Ginkgo a une affinité cycadéenne et par conséquent filicinéenne ; je suis d'accord quant à la seconde ; toutes les *Taxacées* sont probablement alliées au *Ginkgo* et descendent, comme les *Cordaïtées*, d'une souche filicinéenne très reculée. Cette souche a pu donner naissance d'une part aux *Ptéridospermes* d'où sont issus sur différents points les *Cycadophytes* et d'autre part aux *Cordaïtées* et *Ginkgoacées* : ce point de départ filicinéen de ces différents groupes se trouve peut-être dans le voisinage des Botryoptéridées fossiles. L'affinité la plus marquée qui existe entre les *Cordaïtées*, *Ptéridospermes*, *Cycadophytes* et *Ginkgoacées* est dans les semences, qui sont caractérisées chez les différents groupes par la présence d'une cham-

[1] Scott, D. H., The origin of Gymnosperms at the Linnean Society, 1906.

bre pollinique, un nucelle libre et un double système vasculaire. Ce dernier est absent seulement chez les *Ginkgoacées*, mais ceci pourrait être un caractère dérivé, c'est-à-dire que le système extérieur dans le sarcoteste s'est perdu au cours des temps. Il faut bien avouer que ces points de ressemblance ne sont pas assez concluants pour établir une filiation.

Je dirai, avec Heer, qu'il nous est impossible pour le moment de construire un arbre généalogique des Ginkgoacées, puisque notre connaissance des fossiles est encore très rudimentaire. L'avenir montrera si le problème d'une descendance des plantes à semences des *Fougères* à sporanges peut être résolu.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1712. Kaempfer, E. Amœnitatum exoticarum, fasc. V, p. 811.

1771. Linné, C. v. Mantissa plantarum, p. 313.

1784. Thunberg, C. P. Flora japonica, Lipsiæ ; p. 358.

1796. Smith, J. E. Characters of a new genus of plants named *Salisburia*.

1806. Persoon, C. H. Synopsis plantarum. Tubingen ; p. 573.

1809. Wildenow, C. L. Enumeratio plantarum Berolini.

1812. Gouan, A. Description du *Ginkgo biloba* dit *Noyer du Japon*. Montpellier.

1813. Townsend, W., et Alton. Hortus Kewensis. Hed vol. V, p. 304.

1818. Candolle, A. P. de. Note botanique sur le *Ginkgo biloba*. *Bibl. universelle de Genève*. Sc. et Arts, t. VII, 3me année, p. 130.

1818. Peschier. Recherches analytiques sur le fruit du *Ginkgo*. *Bibl. universelle de Genève*, Sc. et Arts, t. VII, 3me année, p. 29.

1819. Jacquin, N. J. von. Ueber den *Ginkgo, Jahrbuch Med. Oest.*

1825. Watson, P. W. Dendrologia britannica, vol. II, p. 168.

1826. Brown, R. *Annales des Sciences naturelles*, t. VIII, juin, p. 211.

1826. Richard, L. C. Commentatio botanica de Coniferis et Cycadeis. Stuttgart ; p. 133.

1829. Desfontaines, R. Catalogus plantarum. Paris ; p. 357.

1831. Bunge, Al. Enumeratio plantarum quas in China boreali collegit, p. 62.

1836. Endlicher, St. Genera plantarum Vindobonæ.

1837. Lindley, J. et Hutton, W. The fossil Flora of Great Britain, vol. III, p. 209.

1838. Loudon, J. C. An Encyclopædia of Trees and Shrubs. London.

1838. Loudon, J. C. Arboretum et fruticetum britannicum, p. 2094.

1840. Zuccarini, J. G. Beiträge zur Morphologie der Coniferen. *Abh. der II. Cl. d. bay. Akad. d. Wissensch.* III. Bd., Abt. III, p. 753.

1841. Moquin-Tandon, A. Eléments de tératologie végétale. Paris; p. 291.

1842. Loudon, J. C. An Encyclopædia of Trees and Shrubs. London.

1842. Spach, M. E. Histoire naturelle des végétaux, vol. XI, p. 298.

1843. Brongniart. Notes sur l'embryogénie des *Pinus laricio, sylvestris*, etc. *Ann. des Sc. nat.*, p. 257.

1844. Mohl, H. von. Botanische Zeitung.

1847. Endlicher, St. Synopsis Coniferarum.

1847. Karsten, H. Gesammelte Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin 1865; p. 192.
1850. Goeppert, A. R. Monographie der fossilen Coniferen. Leiden.
1852. Eichler, A. W. Dans « Martius Flora Brasiliensis ». Monaco, vol. IV, p. 423.
1857. Schleiden. Grundzüge der wissensch. Botanik, 4me éd., p. 496.
1858. Naegeli. Das Wachstum des Stammes, *Beiträge zur wissensch. Botanik*. Leipzig.
1859. Massalongo, E. G. Studii sulla Flora fossile e geologia stratigrafica del Senigalliese. Imola.
1860. Baillon, H. Adansonia. Bd. I, p. 11.
1860. Braun, A. Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Berlin; p. 145.
1860. Hildebrand, F. Der Bau der Coniferenspaltöffnungen und einige Bemerkungen über Verteilung derselben. *Bot. Ztg.*, 18. Jahrg., p. 149.
1862. Dippel. Zur Histologie der Coniferen. *Bot. Ztg.*, 20. Jahrg., n° 22.
1863. Eichler. Flora, p. 509.
1864. Parlatore. Dans le *Prodomus* de De Candolle. *Coniferae*, p. 506.
1865. Henkel, J. B. et Hochstetter, W. Synopsis der Nadelhölzer. Stuttgart; p. 373.
1865. Thomas, Fr. Zur vergl. Anatomie der Coniferen-Laubblätter. *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* IV. Bd., p. 23-63.
1865. Weiss, A. Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* IV. Bd., p. 125-196.
1866. Nelson. (Senilis) Pinaceæ, London 1866 (dans Seward and Gowan), 1900, the Maidenhair tree.
1866. Strasburger, Ed. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. V, p. 330.
1867. Carrière, E. A. Traité général des Conifères, p. 711.
1867. Geyler, H. Th. Ueber den Gefässbündelverlauf in den Laubblattregionen der Coniferen. *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. VI, p. 55-103.
1868. Candolle, Cas. de. Théorie de la feuille. *Arch. des Sc. de la Bibl. univ.*
1868. Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig.
1868. van Tieghem, Ph. Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. *Ann. des Sc. nat.* 5me série, vol. X, p. 269.
1869. Carruthers, W. On Beania, a new genus of Cycadean fruit, from the Yorkshire Oolites. *Geolog. Magazine*, vol. VI, pl. IV.
1869. Masters, M. T. Vegetable Teratology. London; p. 61.
1869. Schimper, W. Ph. Traité de Paléontologie végétale.

1870. VAN TIEGHEM, Ph. Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Ann. des Sc. nat.*, série V. t. 13.

1870. UNGER. Geologie der Europäischen Waldbäume. Graz.

1871. MOHL, A. v. Morphologische Betrachtung der Blätter von Sciadopitys. *Bot. Ztg.*, 29. Jahrg., p. 2.

1872. KOCH. Dendrologie, vol. II, p. 107. Erlangen.

1872. STRASBURGER, E. Die Coniferen und Gnetaceen.

1873. STAHL, E. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. *Bot. Ztg.*, 31. Jahrg., p. 561, 577, 593, 609.

1874. BRONGNIART, A. Etude sur les graines fossiles trouvées à l'état silicifié dans le terrain houiller de St-Etienne. *Ann. des Sc. nat. bot.*, 5me série, t. XX.

1874. SACHS, J. Traité de botanique (trad. de l'allemand par VAN TIEGHEM) Paris; p. 589.

1875. BERTRAND, C. A. Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. *Bibl. de l'Ecole des Hautes Etudes*, Sect. sc. nat., t. XII.

1875. TRONCHET, A. et SAVATIER, L. Enumeratio plantarum in Japonia. Parisiis; t. I, p. 474.

1876. HEER, O. Ueber permische Pflanzen von Fünfkirchen in Ungarn. Budapest.

1876. LE MAOUT, E. et DECAISNE, Th. Traité général de botanique. Paris; p. 550.

1877. DE BARY, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig.

1877. HEER, O. Flora fossilis helvetiæ. Zurich; p. 146.

1877. DE SAPORTA, G. Sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France, de M. Cyrille GRAND'EURY. *Bull. de la Soc. géol. de France*, 3me série, t. V, p. 365.

1878. WARMING. De l'Ovule, *Ann. des Sc. nat.* 6me série, t. V.

1880. BENTHAM, G. et HOOKER, J. D. Genera Plantarum. Londini; vol. III, p. 431.

1880. ZIMMERMANN, A. Ueber das Transfusionsgewebe. *Flora*, 63. Jahrg., p. 2.

1881. SAPORTA, G. DE, et MARION, A. F. L'évolution du règne végétal. Paris, *Cryptogames*.

1881. TREUB, M. Recherches sur les Cycadées. *Ann. des Sc. nat.*, 6me série, vol. XII, p. 212.

1882. HEER, O. Ueber das geologische Alter der Coniferen. *Bot. Centralblatt.*

1882. FANKHAUSER, J. Entwicklung des Stengels und Blattes von *Ginkgo*. Bern.

1882. SAPORTA, G. DE. Salisburia primigenia. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. XCIV (1882), p. 922.

1882. ZEILLER, R. Examen de la flore fossile des couches de charbon du Tonkin, *Ann. des Sc.*

1883. Heer, O. Ueber die fossile Flora von Grönland. *Engl. bot. Jahrb.*, II. Bd., 4. Heft.

1883. Russow. Zur Kenntnis des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. *Bot. Centralblatt*, XIII, p. 29.

1883. Scheit, M. Die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.* Bd. XVI, 4. Heft, p. 615.

1883. Schorler. Untersuchung über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes. *Inaug.-Dissert.* Jena.

1883. Wilhelm, K. Ueber eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. *Ber. der Deutsch. bot. Ges.* Bd. I, p. 321.

1884. Baillon, H. Traité de botanique médicale phanérogamique. Paris; p. 56.

1885. Mahlert, A. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen, mit Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. *Bot. Centralblatt*, XXIV. Bd., p. 54.

1885. Renault, M. B. Cours de botanique fossile, 4me année, *Conifères.* Paris.

1885. Saporta, G. de, et Marion, A. F. L'évolution du règne végétal. Paris. *Phanerogames.*

1887. Solms-Laubach. Einleitung in die Palæophytologie. Leipzig; p. 63.

1887. van Tieghem, Ph. Sur le second bois primaire de la racine. *Bull. de la Soc. bot. de France*, t. XXXIV, p. 101.

1888. Saporta, G. de. Origine paléontologique des arbres. Paris; p. 51.

1888. van Tieghem, Ph., et Douliot, H. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. *Ann. des Sc. nat.*, VIIme série, t. 8.

1889. Dangeard. Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine. *Le Botaniste.*

1889. Delpino. *a)* Valore morfologico della squama ovuligera delle Abietinee e di altre Conifere. Malpighia.

1889. Delpino. *b)* Applicazioni di nuovi criterii per la classificazione delle piante. *Memoria della R. Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna.*

1889. Molisch, H. Notizen über das Verhalten von *Ginkgo biloba* im Finstern. *Oester bot. Zeitsch.*, nº 3, p. 98-99.

1890. Celakowsky, L. Die Gymnospermen; eine morphologisch-phylogenetische Studie. Prag. *Abh. der k. böhm. Ges. der Wissensch.* VII. Folge, 4. Bd.

1890. Masters, M. T. Review of some points in the comparative Morphology, Anatomy and Life History of the Coniferæ. *The Journ. of the Lin. Soc.* Vol. XXVII, nos 183-184.

1890. Pax, F. Allgemeine Morphologie der Pflanzen, p. 272.

1891. Peters. Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne in den Samen während ihrer Entwicklung, Ruhe und Keimung. *Inaug.-Dissert.* Rostock.

1891. Reissner, L. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, p. 189.
1891. Shiraï. *Bot. Magazine*. Tokyo; vol. 5, p. 341.
1891. Strasburger, E. Leitungsbahnen.
1891. van Tieghem, Ph. Traité de botanique.
1892. Baillon, H. Histoire des plantes. 110, *Coniferæ*, p. 3.
1892. Engler, A. Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch pharmaceutische Botanik. Berlin.
1892. Lignier, O. La nervation ténioptéridée des folioles des Cycas et le tissu de transfusion. *Bull. de la Soc. Lin. de Normandie*, 4me série, vol. VI, p. 65.
1892. Strasburger, Ed. Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena.
1893. Pirotta, R. Intorno ad un caso di sinspermia nella *Ginkgo biloba*. *Bull. della Soc. bot. Ital.* Firenze; p. 325.
1894. Penzig, O. Pflanzenteratologie. Genua; II. Bd., p. 515.
1895. Candolle, C. de. Nouvelles considérations sur la Phyllotaxie. *Arch. des Sc. nat. et phys.*, t. XXXIII, février.
1895. Fujii, K. On the nature and origine of the so-called « chichi » (nipple) of *Ginkgo biloba*. *The Bot. Mag. Tokyo*, vol. IX, p. 444.
1896. Fujii, K. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo*. *The Bot. Mag. Tokyo*, vol. X, nos 108-109, p. 13.
1897. Belajeff, W. Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenesis bei den Farnkräutern. *Ber. der deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. XV, p. 337.
1897. Engler, A. Nachträge zu den natürlichen Pflanzenfamilien. II, 1. *Ginkgoaceæ*.
1897. Hirase, S. Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*. *Bot. Centralblatt*, Bd. 69, p. 33-35.
1897. Strasburger, Ed. Das botanische Practicum.
1897. Tubœuf, C. v. Die Nadelhölzer. Stuttgart; p. 153.
1897. Webber, H. J. *a)* The development of the antherozoïds of Zamia. *Bot. Gaz.*, n° 24, p. 16.
1897. Webber, H. J. *b)* Notes on the fecundation of Zamia and the pollen-tube apparatus of *Ginkgo*. *Bot. Gaz.*, n° 24, p. 225.
1897. Worsdell, W. C. On the origin of transfusion-tissue in the leaves of Gymnospermous plants. *Journ. af the Linn. Soc.*, vol. XXXIII, p. 118.
1897. Worsdell, W. C. *b)* On transfusion-tissue, its origin and function in the leaves of Gymnospermous plants. *The transact. of the Lin. Soc. of London*, 2me série, t. V, part. 8.
1898. Hirase, S. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. *Journ. Coll. Sc. Japan*, vol. XII, p. 103.

1898. Blackman. On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris*. *L. Philos. trans*, série B, 190.

1899. Fujii, K. On the Morphology of the Spermatozoïds of *Ginkgo biloba*. *Bot. Mag. Tokyo*, vol. XIII, nº 150.

1899. Potonié, H. Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin.

1899. Rothert, W. Ueber parenchymatische Tracheiden und Harzgänge im Mark von Cephalotaxus-Arten. *Ber. der deutsch. bot. Gesellsch.* t. XVII.

1899. Schwabach, E. Zur Kenntnis der Harzabscheidungen in Coniferennadeln. *Ber. der deutsch. bot. Gesellsch.*, t. XVII.

1899. Wettstein, R. v. Die weibliche Blüte von *Ginkgo*. *Oestr. bot. Zeitschr.*, Bd. XLIX.

1899. Worsdell, W. C. Observations on the vascular system of the female « flowers » of Coniferæ. *Ann. of Bot.*, vol. XIII, nº 52.

1900. Burgerstein, A. Ueber das Verhalten der Gymnospermenkeime im Lichte und im Dunkeln. *Ber. der deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. XVIII, p. 168.

1900. Celakowsky, L. J. Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba L.*; *Oestr. bot. Zeitschr.*, Bd. L, nº 7, p. 229. Wien.

1900. Goebel, K. Organographie der Pflanzen.

1900. Scott, D. H. Studies in fossil botany. London.

1900. Seward, A. C., and Miss Gowan, J. The Maidenhair-tree *(Ginkgo biloba L.)*. *Ann. of Bot.*, vol. XIV, nº LIII, p. 109-154.

1900. Tschirch, A. Die Harze und Harzbehälter. Leipzig.

1900. Worsdell, W. C. The structure of the female flowers in Coniferæ. *Ann. of Bot.*, vol. XIV, nº 53, p. 39, mars.

1900. Zeiller, R. Eléments de Paléobotanique. Paris; p. 296.

1901. Bertrand et Cornaille. Les pièces libéroligneuses du stipe et de la fronde des Filicinées actuelles. Le faisceau bipolaire et le divergeant. Propriétés des chaînes libéroligneuses des Filicinées, etc. Comptes rendus de l'Ac. des sciences, Paris, sept., déc. 1901, janv. 1902.

1901. Bessey, E. A. Notes on the spermatozoïds of *Ginkgo*. *Science*, 13, p. 255.

1901. Bonnier, G., et Leclerc du Sablon. Cours de botanique, p. 1309.

1901. Ikeno, M. S. Contribution à l'étude de la fécondation chez le *Ginkgo biloba*. *Ann. des Sc. nat.*, 8me série, t. XIII, p. 305.

1901. Lang, W. H. Studies in the development and morphology of *Cycadean Sporangia*.

1902. Brebner, G. On the mucilage-canals of the Marattiaceæ. *Journ. of the Lin. Soc.*, vol. XXX, p. 144.

1902. Cook, M. T. Polyembryony in *Ginkgo*. *Bot. Gaz.*, vol. 34, p. 64.

1902. Farmer, J. B., and Hill, T. G. On the arrangement and structure of the vascular strands in Angiopteris erecta and some other Marattiaceæ. *Ann. of Bot.*, vol. XVI.

1902. Mottet, D. M. Fecundation in plants. Washington.
1902. Mottet, S. Les Conifères et Taxacées. Paris; p. 356.
1902. Miyake, K. The Spermatozoïds of *Ginkgo*. *Journ. of applied Microsc. and lab. Methods*. Rochester; vol. V, nº 5, p. 1773-1780.
1902. Nathorst, A. G. Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten, Kongl-Svenska vetenskaps. *Academiens Handlingar*, Bd. 36, p. 21.
1903. Arnoldi, W. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen.
1903. Cook, M. T. Polyembryony in *Ginkgo*. *Bot. Gaz.*, vol. 36, p. 142.
1903. Coulter, J., and Chamberlain, Ch. J. Morphology of Spermatophytes. New-York and London.
1903. Oliver, F. W. The ovules of the older Gymnosperms. *Ann. of Bot.*, vol. XVII, nº 67, juin.
1903. Wigglesworth, Miss G. The cotyledons of Ginkgo biloba and Cycas revoluta. *Ann. of Bot.*, vol. XVII, nº 68, september.
1904. Bernard, Ch. Le bois centripète dans les feuilles de Conifères. *Beihefte zum Bot. Centralbl.*, Bd. XVII, Heft 2.
1904. Engler, A. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin; p. 73.
1904. Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie.
1904. Lyon, H. L. The Embryogeny of *Ginkgo*.
1904. Stopes, Miss M. C. Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycaden. *Flora*, Bd. 3, p. 435.
1905. Czapek, Fr. Biochemie der Pflanzen. 2 Bände, Jena.
1905. Matsumura, J. Index plantarum japonicarum sive Enumeratio plantarum omnium ex insulis Kurile, Yeko, Nippon, etc. Tokyo.
1905. Oliver, F. W. Ueber die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. *Biol. Centralbl.*, Bd. XXV, nº 12, p. 401.
1905. Porsch, O. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena.
1905. Tunmann, O. Ueber die Harzgänge von *Ginkgo biloba*. *Zeitschrift des Allg. Oestr. Apothekervereins*. Wien; Bd. 43, nº 29, p. 701-904, et nº 30, p. 725-727.
1906. Correvon, H. Nos Arbres. Genève; p. 162.
1906. Hill, T. G., et de Fraine, E. On the seedling structure of Gymnosperms. *Ann. of Bot.*, vol. XX, nº 80, p. 471-474.
1906. Oliver, F. W. Pteridosperms and Angiosperms. *New Phytologist*, vol. V, nº 10, London.
1906. The origin of Gymnosperms at the Linnean Society. *New Phytologist*, vol. V, nºs 5 et 6.
1906. Scott, D. H. The present position of paleozoïc botany, dans Lotsy. *Progressus rei botanicæ*, I.
1906. Sprecher, A. L'origine du sac embryonnaire du *Ginkgo biloba*. *Arch. des Sc. phys. et nat.*, Genève. 4me période, t. XXI.
1906. Wieland. American fossil Cycads, résumé par W. C. W. dans le *New Phytologist*, vol. V, nº 10.

1907. Bonnier, G. Le monde végétal. Paris; p. 166.

1907. Carothers, Miss J. E. Development of ovule and gametophyt in *Ginkgo biloba*. *The Bot. Gaz.*, vol. XLIII, nº 2, p. 116.

1907. Chodat, R. *a)* Principes de botanique.

1907. Chodat, R. *b)* Sur quelques fossiles végétaux. *Bulletin de l'Herbier Boissier*. 2me série, t. VII, p. 78.

1907. Thomas, Miss E. A theory of the double leaf-trace founded on seedling structure. *New Phytologist*, march-april.

1907. Bernard, C. Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. *Beih. zum Bot. Centralbl.*, Bd. XXII, Heft III, septembre, p. 211

TABLE

Introduction 1

Notice historique 3

I. L'embryon 8

II. La jeune plante 19

Anatomie des cotylédons.
Le tissu de transfusion.
Anatomie de la racine primaire.
Anatomie de la tige primaire.

III. La feuille 51

Les écailles.
Les feuilles normales.

IV. La structure secondaire 78

Anatomie des rameaux longs et courts.
Anatomie des troncs.
Structure secondaire de la racine.

V. Les fleurs 93

La fleur femelle.
Morphologie de la fleur femelle.
Anatomie de la fleur femelle.
Anomalies de la fleur femelle.
La fleur mâle.
Morphologie de la fleur mâle et des anomalies.
Anatomie de la fleur mâle.

VI. Le développement du pollen et la fécondation . 167

VII. Distribution géographique, utilité et culture . 175

VIII. Les Ginkgoacées fossiles 180

Conclusions 198

ERRATA

P. 5, l. 13, lire A.-P. de Candolle n'a *pas été étonné*.

P. 30, note 3, lire *Bertrand* au lieu de *Bertrand et Cornaille*.

P. 34, l. 19, *Bertrand*, voir note p. 30 *Bertrand et Cornaille*.

P. 45, l. 25, lire *dans* le péricycle au lieu de *sous*.

P. 55, légende fig. 58, lire *mamelons* au lieu de *manchons*.

P. 61, l. 1, lire *feuille* au lieu de *famille*.

P. 62, l. 22, lire *Eng-ler* au lieu de *En-gler*.

P. 88, fig. 93, le trait indiquant le phellogène (phg) doit être prolongé d'une assise de cellules.

P. 96, l. 3, lire *n'est pas* au lieu de *n'est plus*.

P. 162, l. 7 depuis en bas, lire *prothallienne* au lieu de *prothalienne*.

P. 167, l. 10 depuis en bas, lire *prothallienne* au lieu de *prothalienne*.

P. 168, fig. 195, *(D'après Hirasé)*.

P. 196, l. 1, lire *Sinigaglia et la Sibérie (Atanckerdluk, île de Disco, Grœnland), l'Ecosse et l'Amérique du Nord*.

Sprecher, Andreas/Le Ginkgo biloba L.
3 5185 00057 2402